




Med
K9412



LEHRBUCH

DER

PHYSIOLOGIE

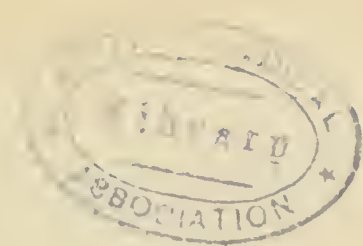
VON

L. HERMANN.

ZWÖLFTE, UMGEARBEITETE UND VERBESSERTE AUFLAGE.

Mit 175 in den Text eingedruckten Abbildungen.

BERLIN 1900.
VERLAG VON AUGUST HIRSCHWALD.
NW. UNTER DEN LINDEN 68.



Vorwort zur zwölften Auflage.

Trotz sehr reichhaltiger Vermehrung des Inhaltes, den ich in thatsächlicher Hinsicht möglichst vollständig zu gestalten suchte, so dass das Werk auch für den nachschlagenden Arzt Aufschlüsse zu liefern geeignet ist, ist es mir gelungen, durch Kürzungen der Darstellung, wo solche möglich schienen, theilweise auch durch kleineren Druck, jede Vermehrung des Umfanges zu vermeiden. Die Zahl der Abbildungen hat sich abermals um 9 vermehrt. Die Dioptrik der sphärischen Flächen und Systeme ist im Sinne der neueren Methodik, besonders hinsichtlich der Beziehung zwischen optischer Richtung und Vorzeichen, gänzlich umgearbeitet worden.

Einer Rechtfertigung wird es Fachgenossen gegenüber kaum bedürfen, warum ich den in neuerer Zeit mehrfach gemachten Versuch, das physiologische Lehrbuch für den lernenden Mediziner „praktischer“ zu gestalten, nicht mitmache. Der Arzt wird Belehrung über klinische Untersuchungsmethoden und pathologische Fragen gewiss nicht im physiologischen Lehrbuch suchen, für den Studirenden aber ist das Vorgreifen in die späteren Anwendungen der Physiologie eine schädliche Würze. Jede Art von Unterricht hat naturgemäss vielfach rückwärts zu greifen in die Grundlagen des Faches, so die Physiologie in die Physik und Chemie, die Chirurgie in die Anatomie, die Pathologie in die Physiologie. Das Umgekehrte ist aber weder natürlich noch nützlich, und höchstens geeignet, den leidigen utilitarischen Neigungen Vorschub zu leisten. Die Praxis kann meiner Ansicht nach nur da im Lehrbuch der Physiologie eine Rolle spielen, wo ihre Erfahrungen die Quelle oder der erste Anstoss zu physiologischer Erkenntniss geworden sind.

Mehrfach ist mir der Wunsch ausgesprochen worden, bei den angeführten Autornamen nähere Ortsangaben oder wenigstens die Jahreszahl angeführt zu sehen. Leider konnte ich diesem Wunsche nicht entsprechen, weil der Umfang dadurch erheblich angewachsen wäre. Wie ich schon bei der ersten Auflage bemerkt habe, zerfallen die Autorennennungen in zwei Kategorien; die eine betrifft die Urheber bedeutender Entdeckungen, und hat wesentlich historische Bedeutung; für diese findet der Leser die Zeitangabe meist in den den einzelnen Kapiteln beigegebenen kurzen geschichtlichen Abrissen. Die grosse Mehrzahl der Autorenangaben soll aber nur für noch zweifelhafte und streitige Punkte diejenigen nennen, welche bis auf Weiteres für die Angabe die Verantwortlichkeit zu tragen haben. Wer diesen Quellen näher nachzugehen wünscht, wird sie mittels der summarischen Register der Jahresberichte meist leicht auffinden können.

Für den Studirenden wird der von mir herausgegebene „Leitfaden für das physiologische Praktikum“ (Leipzig 1898) besonders in methodologischer Hinsicht eine Ergänzung des Lehrbuches bilden können.

Die Literatur ist bis zum Schluss des Jahres 1897 berücksichtigt.

Königsberg i. Pr., im Sommer 1899.

Der Verfasser.

Inhalt.

Einleitung.

Die Physiologie ist die Wissenschaft von den regelmässigen Vorgängen in den lebenden Wesen, den Pflanzen und Thieren. Zu den letzteren zählt auch der Mensch, dessen Physiologie den eigentlichen Gegenstand dieses Buches bildet. Unsere Kenntnisse über die Physiologie des Menschen sind aber zu einem grossen Theile durch Untersuchungen an anderen Objekten des Thierreiches gewonnen, und nur durch Analogieschlüsse auf den Menschen übertragen, so dass der Titel dieses Buches vielleicht am richtigsten lauten würde: Physiologie der höheren Klassen des Thierreiches mit besonderer Berücksichtigung des Menschen.

Die Erscheinungen des Lebens müssen vor allen Dingen festgestellt werden, wozu in erster Linie die Beobachtung dient. Die unmittelbare Beobachtung lehrt uns jedoch nur einen kleinen Theil der Lebenserscheinungen kennen. Die meisten spielen sich im Inneren des Organismus ab, und können nur durch Eingriffe in den normalen Gang des Lebens, z. B. durch Eröffnung von Körperhöhlen, der Beobachtung zugänglich gemacht werden. Jede unter willkürlich herbeigeführten Umständen angestellte Beobachtung heisst ein Experiment. Das Gebiet des Experimentes erstreckt sich aber viel weiter, als auf die blosse Hinwegräumung natürlicher Beobachtungshindernisse. Die unten zu erörternde Aufgabe der Erklärung der Lebenserscheinungen macht es wünschenswerth, möglichst alle Eigenschaften des Organismus und seiner Theile kennen zu lernen, und diese enthüllen sich nur, wenn man sich nicht mit der Beobachtung der gleichsam zufällig sich darbietenden Aeusserungen im normalen Gange des Lebens begnügt, sondern die Organe solchen willkürlich herbeigeführten Bedingungen aus-

setzt, dass sich ihre Eigenschaften vollständiger zu erkennen geben. In der Variirung der Bedingungen, dergestalt, dass möglichst bestimmte Fragen an die Natur gestellt und ihre Beantwortung erzwungen wird, besteht die Kunst des Experimentirens. Von grosser Wichtigkeit ist es, dass viele Organe, namentlich kaltblütiger Thiere, einen grossen Theil ihrer Lebenseigenschaften auch im isolirten Zustande längere Zeit beibehalten, wodurch das Experimentiren beträchtlich erleichtert wird. Immerhin muss bei der Uebertragung so gewonnener Resultate auf den unversehrten Zustand grosse Vorsicht beobachtet werden, bis genau festgestellt ist, welche Veränderungen das Organ durch die Isolirung erlitten hat.

Sowohl die einfache wie die experimentelle Beobachtung beruht auf sinnlicher Wahrnehmung. Ein grosser Theil der Lebenserscheinungen bietet sich unmittelbar den Sinnen dar, andere bedürfen zur Beobachtung besonderer Hilfsmittel. Sehr kleine Gegenstände werden erst erkennbar, wenn ihr Gesichtswinkel durch Mikroskope vergrössert wird. Galvanische Vorgänge können wir überhaupt nicht unmittelbar wahrnehmen, sondern müssen sie erst durch das Galvanometer dem Auge, oder durch das Telephon dem Ohre zugänglich machen. Absolute Temperaturen kann unser Temperatursinn nicht erkennen; das Thermometer macht sie dem Auge wahrnehmbar. Die Zusammensetzung der Farben und die Polarisation des Lichtes sind dem Auge nicht unmittelbar, sondern erst mit Hilfe des Prisma's und des analysirenden Nicol's erkennbar.

Zur Feststellung der zeitlichen Aufeinanderfolge der Erscheinungen ist die graphische Registrirung ein unschätzbares Hilfsmittel, welches von Watt erfunden und von Helmholtz, Ludwig und Marey in die Physiologie eingeführt worden ist. Ihre Vorzüge liegen in der Kontinuirlichkeit der Beobachtung, in der dokumentarischen Feststellung der Resultate und in der beliebig genauen Analyse der zeitlichen Aenderung. Sie gestaltet sich am einfachsten, wenn der zu beobachtende Vorgang in einer Bewegung besteht, welche sich auf die Bahn einer geraden Linie beschränkt; man hat dann nur eine Schreibfläche in einer zur Bewegung vertikalen Richtung mit gleichförmiger Geschwindigkeit an einem der bewegten Punkte vorbeizuführen; letzterer zeichnet dann eine Kurve, deren Abscissen die Zeiten, deren Ordinaten die Lagen des Punktes angeben. Auch nicht gleichförmige, ja sogar ganz unregelmässige Bewegungen können zur Verschiebung der Schreibfläche verwandt werden: die Abscissen sind dann nicht den Zeiten selbst proportional, sondern gewissen Funktionen derselben, welche aus dem Gesetze der verwendeteh Bewegung berechnet werden können. Wo dieses nicht bekannt ist, graduirt man die Abscissenaxe empirisch nach Zeiten, indem man ein Sekundenpendel Marken verzeichnen oder für feinere Eintheilung eine schwingende Stimmgabel oder Zunge eine Sinuskurve schreiben lässt. — Durch einfache Kunstgriffe gelingt es, auch nicht lineare Bewegungen, z. B. Volumänderungen, Umfangsänderungen, in proportionale gradlinige Bewegungen umzusetzen und so aufzuschreiben: Volumänderungen lässt man z. B. mittels eines eingeschlossenen Luftquantums auf eine gespannte Membran wirken und schreibt die gradlinige Bewegung der Mem-

brankuppe auf (Marey's Pantograph). Auch andere Vorgänge als Bewegungen lassen sich graphisch registriren, indem man sie künstlich in Bewegungen umsetzt; Temperaturänderungen z. B. kann man durch ihre ausdehnende Wirkung in Volumänderungen eines Luftquantums verwandeln, und diese in eben angegebener Weise aufschreiben. Im Wesen der graphischen Registrirung liegt es, dass sie nur Aenderungen in der Zeit darstellt, die Abscissen der gewonnenen Kurven also Zeiten bedeuten; je schneller die Bewegung der Schreibfläche, um so mehr erscheinen die zeitlich rasch aufeinander folgenden Phasen getrennt, um so genauer wird also die zeitliche Analyse. Durch Kunstgriffe kann man auch andere Abhängigkeiten, ausser denjenigen von der Zeit, graphisch darstellen, z. B. die Abhängigkeit der Muskellänge von den dehnenden Gewichten; man braucht nur das Gewicht proportional der Zeit wachsen zu lassen (durch Einfliessen von Quecksilber in ein belastendes Hohlgefäss), damit die Abscissen der erhaltenen Kurve, welche eigentlich Zeiten bedeuten, zugleich Lasten darstellen. In neuester Zeit ist auch die Photographie vielfach zur Registrirung benutzt worden (vgl. die Abschnitte über Arterienpuls, Muskelzuckung, Gangbewegung, Vokale etc.).

Die durch Beobachtung und Experiment an den thierischen Organismen festgestellten objektiven Lebenserscheinungen sind folgende:

1. Selbstständige Bewegung, sowohl grobe Massenbewegung des Gesammtkörpers, der Glieder, der Eingeweide, als auch Bewegungen kleinster, nur dem Mikroskop zugänglicher Körperelemente.

2. Wärmeproduktion, vermöge welcher die Thiere im Allgemeinen wärmer sind, als ihre Umgebung.

3. Elektrizitätserzeugung, bei den elektrischen Fischen zu starken Wirkungen entwickelt, welche zu Angriff und Vertheidigung dienen; bei den übrigen Thieren nach Aussen fast unmerklich, d. h. nur durch feinere galvanometrische Hilfsmittel nachweisbar.

4. Lichterzeugung, nur bei gewissen Thierarten nachgewiesen, hier entweder an der ganzen Körperoberfläche oder nur in besonderen Leuchtorganen entwickelt.

5. Gesetzmässige Veränderungen der Körperform, sowohl im Grossen, als in den kleinsten Theilen, besonders mächtig bei der Entstehung und Entwickelung des Thieres; hierzu gehören auch die morphologischen Prozesse der Bildung und Abgabe geformter Bestandtheile, aus welchen neue Individuen hervorgehen, d. h. die Fortpflanzung.

6. Veränderungen des Stoffbestandes, zunächst darin sich kundgebend, dass das Thier beständig Stoffe aufnimmt und Stoffe aus seinem Körper abgiebt. Eine Vergleichung der wichtigsten aufgenommenen und ausgegebenen Stoffe ergiebt folgendes:

Aufgenommene Stoffe:	Ausgegebene Stoffe:
Sauerstoffgas	Kohlensäuregas
Eiweissstoffe	Ammoniakverbindungen (Harnstoff etc.)
Kohlehydrate	Salze
Fette	Wasser
Salze	
Wasser	

Aus der Vergleichung beider Seiten ergiebt sich, dass die Elemente der Einnahmen und Ausgaben dieselben sind, dass aber namentlich der Kohlenstoff und der Wasserstoff den Körper in oxydirteren Verbindungen (Kohlensäure, Wasser) verlassen, als sie aufgenommen werden, dass also chemische Umsetzungen im Organismus stattfinden, deren wesentlicher Charakter Oxydation ist.

Eine wesentliche weitere Eigenschaft der thierischen Organismen besteht darin, dass die genannten Erscheinungen, wenn sie auch zum Theil sich mit einer gewissen Regelmässigkeit abspielen, in grossem Umfange von der Aussenwelt beeinflusst werden, und zwar nicht nur durch Einwirkungen, welche direkt sich dem Organismus mittheilen, z. B. die Temperatur der Umgebung, sondern durch die spezifisch thierische Einrichtung der Reaktion auf sinnliche Eindrücke, welche wieder auf einer besonderen Eigenschaft, der Reizbarkeit, beruht. Letztere ist die Fähigkeit, Einwirkungen gewisser Art, welche man Reize nennt, mit irgend einer der oben angeführten Lebensäusserungen. oder mit einer Veränderung einer solchen, zu beantworten. Die Organe, durch welche jene Reize von aussen einwirken, heissen Sinnesorgane, und die schliessliche Wirkung des Reizes Reaktion. Die unmittelbare oder mittelbare Folge der Einwirkung eines Reizes wird als Erregung bezeichnet; sie besteht in einer vorübergehenden Veränderung, im Allgemeinen einer Arbeitsleistung, des vom Reize getroffenen Theiles. Diese Arbeit ist keineswegs äquivalent der Arbeit des Reizes, sondern ersterer wirkt nur auslösend auf ein Quantum von Spannkräften, dessen Grösse von den verschiedensten Umständen abhängt, grade wie derselbe Funke ein kleines und ein grosses Pulverfass zur Explosion bringen, und ein Wort eine einzelne Person und eine ganze Armee zum Handeln veranlassen kann. Ein besonderer Apparatenkomplex des Organismus, das Nervensystem, ermöglicht, dass die Wirkung der Reize und Sinneseindrücke sich nicht auf die unmittelbar betroffenen Organe beschränkt, sondern auch in entfernten Theilen Reaktionen hervorrufen kann.

An die Vorgänge im Nervensystem ist endlich die Erscheinung des Bewusstseins geknüpft, welche von den Eindrücken auf die

Sinne Notiz nimmt (Empfindung) und die Reaktionen begleitet und — wenigstens scheinbar — beeinflusst (Wille). Ein grosser Theil der Reaktionen vollzieht sich unbewusst, und objektiv lässt sich zwischen bewusster und unbewusster Reaktion keine Grenze ziehen, so dass die Ueberzeugung, dass jedes Thier mit Bewusstsein und Seelenthätigkeiten begabt ist, nur auf einem Analogieschluss beruht.

Aufgabe der Physiologie ist nicht allein die Feststellung, sondern auch die Erklärung der Erscheinungen des Lebens. Je nach dem Stande der allgemeinen Naturwissenschaften wird das Ziel der Erklärungsbemühungen, d. h. die Befriedigung des Kausalitätsbedürfnisses, verschieden weit gesteckt werden.

Die Naturerscheinungen auf ihre letzten Ursachen zurückzuführen ist überhaupt unmöglich. Selbst wo grosse Erscheinungskomplexe aus einem einfachen, mathematisch ausdrückbaren Gesetz abgeleitet worden sind, wie die Planetenbewegung aus dem Gesetz der Abhängigkeit der Massenbeschleunigung vom Quadrate der Entfernungen (Gravitationsgesetz), ist das Gesetz nichts Anderes, als der kürzeste beschreibende Ausdruck der Erscheinungen selbst (G. Kirchhoff).

Bis in die Mitte dieses Jahrhunderts hinein galt Vielen eine Lebenserscheinung genügend erklärt, wenn sie als Aeusserung der sogenannten Lebenskraft hingestellt war; so bezeichnete man eine Summe von Gesetzmässigkeiten, welche nur in lebenden Wesen gültig sein sollten, und gelegentlich mit den Gesetzen der unorganischen Natur in Widerspruch stehen konnten. Wenn aber neben der Physik der unbelebten Natur gleichsam eine Metaphysik der belebten existirte, so konnte die Hoffnung, in letztere einzudringen, nur äusserst gering sein, weil jeder experimentelle Eingriff die Lebensäusserung zu gefährden und also aus dem zu erforschenden Gebiete der Lebenskraft unvermerkt in das ganz heterogene der unorganischen Physik überzuführen drohte. So galt denn die Erforschung der Lebenskraft als unnahbar, und Viele beschränkten sich auf die Aufzählung ihrer Aeusserungen, d. h. eben der Lebenserscheinungen.

Dieser forschungslähmende Standpunkt (Vitalismus) wurde allmählich um so mehr aufgegeben, je mehr es glückte, Lebenserscheinungen als nothwendige und gesetzmässige Folge aus gegebenen physikalischen und chemischen Bedingungen zu erkennen. Am frühesten gelang dies bei solchen Vorgängen, in welchen nur die Wirkungen der Leistungen von Organen, z. B. der Kontraktion von Muskeln, der Leitung von Nerven, der Absonderung von Drüsen, zu verfolgen waren, ohne diese Leistungen selbst zu erklären. Der erste grosse Schritt dieser Art

war die Entdeckung des Blutkreislaufs durch HARVEY, es folgte die Erklärung der Lokomotion, der Athmung, der Verdauung, der Stimmbildung u. s. w. in ihren hauptsächlichen Erscheinungen. Das strengste physikalische Denken war hier vereinbar mit durchaus vitalistischen Anschauungen über die Leistungen der Elementarorgane selbst.

Erst in unserem Jahrhundert begann auch über die letzteren schärfere Betrachtung Platz zu greifen, in Folge einer Reihe glücklicher Untersuchungen über die Physik und Chemie einzelner Organe, vor Allem aber seit der Erkenntniss des wichtigen Naturprinzips von der Erhaltung der Energie*) durch ROB. MAYER, JOULE und HELMHOLTZ, welchem gleich bei der ersten Begründung eine ganz allgemeine Gültigkeit auch für die belebten Wesen zugesprochen wurde. Grade in der thierischen Wärmebildung wurde zuerst das Resultat der im thierischen Körper erfolgenden Verbrennungsprozesse und die Wiedergewinnung derjenigen Arbeitsgrösse erkannt, welche die Sonne verrichtet hatte, als sie in der verzehrten Pflanze durch Zerlegung unorganischer Produkte verbrennliche organische Substanzen und Sauerstoff schuf. Von nun ab entstand die Aufgabe, für alle thierischen Arbeiten die Quelle in solchen chemischen Umsetzungen zu suchen, bei welchen Spannkraft, d. h. aufgesammelte Arbeit, wieder in Arbeit verwandelt wird, sei es durch wirkliche Verbrennung, sei es durch Atomumlagerung, bei welcher stärkere Affinitäten als vorher gesättigt werden. Hierdurch gewann, zugleich mit der Aussicht auf Verständniss der thierischen Leistungen, auch die chemische Zergliederung des Organismus eine tiefere Bedeutung, und die Physiologie betrachtete es fortan als ihre Aufgabe, die Lebensvorgänge auf physikalische und chemische Vorgänge in den kleinsten Theilen zurückzuführen.

Wie weit dies wirklich gelingen wird, lässt sich nicht übersehen; zum Mindesten erscheint es zweifelhaft, ob die bis jetzt bekannten Naturgesetze zur Erklärung aller materiellen Lebenserscheinungen (die psychischen erscheinen naturwissenschaftlicher Behandlung ganz unzugänglich) ausreichen werden. Es lässt sich nicht leugnen, dass vom Leben der Elementarorgane, der Zellen, fast noch Nichts begreiflich ist, und dass die sog. morphologischen Erscheinungen vorläufig anscheinend hoffnungslose Räthsel darstellen. Aber ein strenger logischer Grund, eine absolute Erkenntnissschranke an der Grenze des Zelllebens zu statuiren, wie es der sog. Neo-Vitalismus thut, existirt nicht; auch dieser Standpunkt ist forschungslähmend und Niemand nützlich.

*) Siehe den Anhang zu dieser Einleitung.

Die anatomischen Einrichtungen sowohl, als die Verrichtungen aller Theile des Organismus machen auf jeden unbefangenen Betrachter den Eindruck höchster Zweckmässigkeit für die Erhaltung des Individuums und seiner Art; selbst in den Reaktionen des Thieres auf die Aussenwelt, und auch da, wo psychische Prozesse mitspielen, zeigt sich im Allgemeinen eine Zweckmässigkeit im genannten Sinne. Durch einen höchst glücklichen Gedanken Charles Darwin's ist diese Zweckmässigkeit ihres transscendentalen Charakters entkleidet und auf ein Gesetz zurückgeführt worden, welches seinerseits freilich gänzlich unerklärt ist, aber doch in das Forschungsgebiet der Physiologie hineingehört. Dies ist das Gesetz der Vererbung, nach welchem in der Nachkommenschaft alle Eigenschaften des Erzeugers sich bis in die kleinsten Details, jedoch mit einer gewissen quantitativen Schwankungsbreite, wiederholen. Jede durch diese Schwankungen zufällig bei einem Individuum hervorgerufene Variation von Form oder Verrichtung setzt gleichsam einen neuen Mittelpunkt für die Schwankungsbreite seiner Nachkommenschaft. In jeder Generation werden aber gewisse Eigenschaften ihren Besitzern Vortheile für die Erhaltung oder Fortpflanzung, und andere wieder Nachtheile bringen, so dass jede vortheilhafte Variation mehr Aussicht hat, auf eine grosse Zahl von Individuen vererbt zu werden, und nach dem gleichen Prinzip sich durch die Verschiebung des Schwankungsmittelpunktes weiter zu entwickeln. So unmerklich diese Einwirkung in einer kleineren Zahl von Generationen sein mag, so unwiderstehlich mächtig wird sich ihr Einfluss in ungeheuren Zeiträumen geltend machen; er wird die Form und Eigenschaften nach den verschiedensten Richtungen gänzlich verändern können, und stets Geschöpfe hervorbringen, welche bis in die feinsten Einzelheiten den gegebenen Umständen angepasst, d. h. zweckmässig organisirt sind.

Da die Vorgänge des thierischen Körpers auf das Mannigfachste ineinandergreifen, und eigentlich kein einziges Gebiet vollständig erörtert werden kann, ohne vieles aus anderen Gebieten als bekannt vorauszusetzen, ist es unmöglich, einen streng systematischen Gang bei der Darstellung der Physiologie innezuhalten, und die Reihenfolge der Abschnitte fast gleichgültig. Einige Vorzüge schien es zu haben, mit solchen Vorgängen zu beginnen, welche allen organisirten Wesen gemeinsam sind, d. h. mit den chemischen Prozessen oder der Ernährung. Schreitet man zu immer spezieller thierischen Leistungen vor,

so folgen zunächst die eigentlichen Arbeiten des Thieres, die selbstständige Wärmebildung, Bewegung etc., von welchen die Pflanzen nur schwache Analogien zeigen; dann die spezifisch thierischen Auslösungsprozesse, d. h. die Lehre vom Nervensystem im weitesten Sinne (mit Einschluss der Sinnesorgane). Ein letzter Abschnitt, die Lehre von der Fortpflanzung und den zeitlichen Veränderungen des Körpers vom Anfang bis zum Tode, ist rein morphologischer Natur, und könnte wegen seines ganz heterogenen Inhaltes füglich auch von der Physiologie abgetrennt und den deskriptiven Fächern, besonders der Anatomie, zugewiesen werden.

Anhang.

Kurzer Abriss des Prinzips von der Erhaltung der Energie*).

Die folgenden Betrachtungen gelten ausschliesslich unter der Voraussetzung, dass alle Kräfte, welche materielle Theilchen auf einander ausüben, die Richtung der graden Verbindungslinie derselben haben, und ihre Grösse, ausser von der Grösse der Massen, nur von der gegenseitigen Entfernung abhängt. Da die Folgerungen aus dieser Voraussetzung durchweg der Erfahrung entsprechen, so schliesst man, dass in der Natur nur Kräfte der bezeichneten Art vorkommen.

Begriff und Maass der Kraft. Unter Kraft versteht man die Ursache einer Geschwindigkeitsveränderung (positive oder negative Beschleunigung) einer Masse, da ohne einwirkende Kraft jede Masse ihre Geschwindigkeit gradlinig beibehält, oder, falls sie keine hat, in Ruhe bleibt (Gesetz der Trägheit). Die Kraft wird an ihrer Wirkung gemessen, also ausgedrückt durch das Produkt aus Masse und Beschleunigung. So ist die auf die Masse m wirkende Schwerkraft an der Oberfläche der Erde $= mg$, worin g die Beschleunigung an der Erdoberfläche; diese Kraft ist identisch mit dem Gewicht der Masse m, welches demnach ist: $p = mg$.

Arbeit einer Kraft. Eine Kraft leistet Arbeit, wenn einer ihrer Angriffspunkte sich in der Richtung der Kraft verschiebt; der Betrag der Arbeit ist das Produkt aus der Grösse der Kraft und der Länge der Verschiebung; die Arbeit der Kraft ist positiv, wenn die Verschiebung im Sinne der Kraft, negativ, wenn sie in entgegengesetztem Sinne erfolgt. Beim freien Fall des Gewichts p um die Höhe h ist z. B. die Arbeit der Schwerkraft $= ph$; steigt das Gewicht vertikal um die Höhe h, so ist die Arbeit der Schwerkraft $= -ph$.

*) Ausführlicheres s. bei Helmholtz, Ueber die Erhaltung der Kraft. Berlin 1847. Neuer Abdruck in Ostwald's Klassikern der exakten Wissenschaften. No. 1. Leipzig 1889. Populäre Darstellung: Helmholtz. Ueber die Wechselwirkung der Naturkräfte etc. Vortrag. Königsberg 1854. — Beides auch in Helmholtz's gesammelten Abhandlungen.

Die Arbeit bleibt die gleiche, auf welcher Bahn und in welcher Zeit auch die beiden Angriffspunkte einer Kraft sich einander genähert oder von einander entfernt haben mögen; sie ist z. B. die gleiche, mag das Gewicht p durch freien Fall, oder durch Fall auf schiefer Ebene, oder in der Kreisbahn des Pendels sich dem Mittelpunkt der Erde um den Betrag h genähert haben, und mag es zu seinem Wege kurze oder lange Zeit gebraucht, und denselben stetig oder mit Unterbrechungen zurückgelegt haben. Jede Arbeit einer Kraft bedingt also eine Veränderung, welche nur durch eine gleich grosse Arbeit wieder rückgängig gemacht werden kann.

Kinetische Energie oder lebendige Kraft. Die an einer Masse geleistete Arbeit giebt sich in der der Masse ertheilten kinetischen Energie oder lebendigen Kraft zu erkennen, welche eine Funktion der Masse und ihrer Geschwindigkeit ist. Die Natur dieser Funktion lässt sich am leichtesten an einem fallenden Körper erkennen. Nach einem Fall um die Höhe h hat die Schwerkraft die Arbeit $ph = mgh$ verrichtet (s. oben); die Geschwindigkeit v ist aber nach den Fallgesetzen $= \sqrt{2gh}$. Folglich ist $ph = {}^1/_2 mv^2$, also ${}^1/_2 mv^2$ die lebendige Kraft. Die Erfahrung bestätigt, dass die Durchschlagskraft eines fallenden Körpers, eines geschossenen Projektils, oder die zum Vernichten der Bewegung nöthige Gegenkraft, proportional ist der Masse und dem Quadrate der Geschwindigkeit.

Es lässt sich nun allgemein zeigen, dass die lebendige Kraft einer bewegten Masse in demselben Maasse zu- oder abnimmt, wie Arbeiten an ihr verrichtet werden, dass sie also unverändert bleibt, so lange keine Arbeit aufgewendet wird, die Masse z. B. in unveränderter Entfernung von dem auf sie Kraft ausübenden Punkte bleibt. So bleibt die lebendige Kraft eines Planeten, wenn seine Bahn ein Kreis ist, unverändert; bei elliptischer Bahn nimmt die lebendige Kraft zu mit der Annäherung an die Sonne, d. h. an das Perihel; bei dieser Annäherung leistet die Gravitation positive Arbeit; bei der Entfernung vom Perihel ist die Arbeit negativ und die lebendige Kraft nimmt ab. In einer vollen Umlaufsperiode ist die algebraische Summe der Arbeiten Null, weil stets wieder der gleiche Abstand von der Sonne erreicht wird, und die lebendige Kraft oscillirt um einen konstanten Betrag. Ebenso ist es bei jeder periodischen Bewegung, welche unter dem ausschliesslichen Einfluss einer Centralkraft erfolgt, z. B. bei der Pendelschwingung, bei elastischen Schwingungen (Stimmgabel) u. s. w. Stürzt ferner ein vollkommen elastischer Block auf eine ebensolche Unterlage, so prallt er mit gleicher Geschwindigkeit zurück und steigt in Folge derselben genau so hoch wie er gefallen war: er fällt von Neuem und das Spiel wiederholt sich unaufhörlich: auch hier ist die Summe der in einer Periode geleisteten Arbeiten Null.

In den angeführten Beispielen findet zwar eine fortwährende Bewegung

statt, aber sie stellen kein „Perpetuum mobile“ in dem Sinne des alten Problems dar; denn ein solches sollte fortwährend nutzbare Arbeit leisten, währen hier die Arbeit Null ist. Würde der fallende Block Eisen zu schmieden haben, das Auffallen also nicht absolut elastisch erfolgen, so würde er nicht zur alten Höhe aufsteigen, und alsbald zum Stillstand kommen; ebenso das Pendel und der Planet, wenn sie etwas Fremdes zu bewegen oder Reibungswiderstände zu überwinden hätten. Das arbeitspendende Perpetuum mobile ist also unmöglich.

Uebertragung der Bewegung und Umwandlung der Bewegungsform. Die kinetische Energie einer bewegten Masse kann an andere Massen ganz oder theilweise übertragen werden (elastischer Stoss, Fortpflanzung elastischer Schwingungen in Medien u. s. w.), wobei stets das Quantum der lebendigen Kraft oder Arbeit unverändert bleibt, d. h. bei vollständiger Uebertragung auf eine viermal so grosse Masse letztere die halbe Geschwindigkeit annimmt. Die sog. einfachen Maschinen (Hebel, Winde, Flaschenzug etc.) ändern ebenfalls Nichts am Betrage der Arbeiten, sondern variiren nur die Faktoren des unverändert bleibenden Produktes; z. B. kann eine kleine Kraft am Ende eines langen Hebelarms wirkend ein grosses Gewicht am Ende des kurzen Hebelarms heben; jene muss aber dafür einen um so längeren Weg zurücklegen; da die Kräfte sich umgekehrt, die Wege aber direkt wie die Hebelarme verhalten, so sind die Arbeiten beiderseits gleich; ebenso ist es bei der Bewegung von Gewichten durch Wasserkraft: um einen Hammer von p Tonnen Gewicht auf die Höhe h zu heben, müssen p' Tonnen Wasser um die Höhe h' fallen, wobei $p'h' = ph$. Ferner kann jede Art von Bewegung in jede andere Art übergehen, z. B. mechanische Arbeit in Wärme, Elektrizität etc., und umgekehrt. Hierbei zeigt sich, dass die Umwandlung stets in bestimmten unveränderlichen Quantitätsverhältnissen erfolgt. Wenn z. B. der fallende Block auf weiches Eisen stürzt, so entsteht Wärme, und zwar verliert für jede entstehende Kalorie der Block 425 Kilogramm-Meter an Energie, wie sich an der verminderten Höhe seines Aufsteigens nachweisen lässt; ebenso gehen bei der Wärmebildung durch Reibung für jede auftretende Kalorie 425 Kgr.-M. Arbeit verloren. Umgekehrt erzeugt die Dampfmaschine aus jeder Kalorie Heizwärme, soweit letztere nicht an die Umgebung abgeleitet wird, 425 Kgr.-M. Arbeit. Ebenso verbraucht die Dynamo-Maschine für jedes Volt-Ampère Strommenge 0,1019 Kgr.-M. Arbeit p. sec., oder $^1/_{736}$ Pferdekraft, und die genannte Strommenge liefert, auf eine sekundäre Dynamo-Maschine übertragen, die genannte Arbeit p. sec. wieder, soweit sie nicht zu Erwärmung und anderen Nebenwirkungen verbraucht wird. Dem entsprechend würde eine Kalorie p. sec. verbraucht werden, um auf thermo-elektrischem Wege einen Strom von $425/0{,}1019 = 4171$ Volt-Ampère zu unterhalten. Diese festen Aequivalenzverhältnisse zeigen, dass auch Wärme, Elektrizität etc. Bewegungsformen

sind, und dass beim Uebergang einer Bewegungsform in die andere das Quantum der lebendigen Kraft unverändert bleibt.

Potentielle Energie oder Spannkraft. Beim Uebergang eines Massensystems aus einem Zustande A in einen anderen Zustand B ist, wie wir gesehen haben, die Arbeit gleich der Differenz der in beiden Zuständen vorhandenen kinetischen Energie, oder der Zuwachs an kinetischer Energie gleich der geleisteten Arbeit. Letztere aber ist wiederum nur möglich in Folge des Aufwandes eines Quantums von Energie, welches aus einem latenten Zustande in den lebendigen überging. Der gehobene Block, welcher keine kinetische Energie hat, erlangt beim Fallen um die Höhe h durch die Arbeit ph der Schwere die kinetische Energie $\frac{1}{2}mv^2$. Aber die Schwere kann diese Arbeit nur leisten, weil irgend einmal der Block um die Höhe h gehoben worden ist; der gehobene Block besitzt also die latente oder potentielle Energie $ph = \frac{1}{2}mv^2$, welche sofort frei werden kann oder so lange schlummert, bis der aufhängende Faden durchschnitten oder der festhaltende Sperrhaken ausgelöst ist; sie kann auch mit Unterbrechungen lebendig werden, indem z. B. ein Pendel jede Sekunde das Gewicht für einen Moment auslöst und eine kleine Strecke fallen lässt, wie bei der Uhr. Man kann also sagen: Vermehrung oder Verminderung der kinetischen Energie erfolgt stets unter Verbrauch oder Gewinnung eines gleich grossen Quantums an potentieller Energie.

Wie das gehobene Gewicht ein Magazin von Schwere-Energie, so stellen die aufgezogene Federuhr, die geladene Windbüchse, der überhitzte Dampf im Kessel Magazine von elastischer Energie („Spannkraft") dar. Wenn ferner beim Schmelzen und Verdampfen Wärme „latent" wird, so sehen wir ebenfalls in dem höheren Aggregatzustande einen Fall potentieller Energie, welche bei der Rückkehr in den niedrigeren genau wiedergewonnen wird, d. h. in die kinetische Energie der Wärme übergeht. Endlich stellen Stoffe, welche durch chemische Umwandlung Wärme oder Elektrizität entwickeln können, so lange diese Umwandlung noch nicht erfolgt ist, Magazine potentieller Energie dar, welche durch den entzündenden Funken, durch den Schluss des Batteriekreises frei wird. Die Freimachung potentieller Energie wird als Auslösung bezeichnet.

Prinzip der Erhaltung der Energie. Nachdem gezeigt ist, dass weder bei den einfachen mechanischen, noch bei irgend welchen anderen Vorgängen Energie entstehen oder verschwinden kann, ist es klar, dass die Summe der Energie im Weltall eine ebenso unveränderliche Konstante ist, wie die Quantität der Materie. Die vorhandene Energie ist zum Theil im kinetischen, zum Theil im potentiellen Zustande, und geht aus dem einen in den anderen ohne Quantitätsänderung über.

Quelle der Energien auf der Erde. Ausser von der eigenen Wärme des Erdkörpers, sowie von der Rotation der Erde und des Mondes — Ener-

gien, welche ebenfalls von ursprünglicher Sonnenenergie hergeleitet werden — haben alle Bewegungen auf der Erde ihren Ursprung in der durch die Sonnenstrahlung der Erde zugeleiteten Energie. Die Flüsse strömen, weil das durch die Sonnenwärme verdampfte Wasser auf den Gebirgen kondensirt wurde, die Winde wehen in Folge ungleicher Erwärmung des Erdbodens durch die Sonne, zum Theil auch in Folge der Erdrotation, die Fluthbewegung ist Folge der Mond- und der Erdbewegung. Die fallenden Gewässer und die Winde treiben einen Theil unserer Maschinen. Die Dampf-, Gas- und Heissluftmaschinen erlangen ihre Energie durch Verbrennung von Holz, Steinkohle, Petroleum, Leuchtgas u. dgl. Die Aufspeicherung von Holz in der Pflanze, aus welchem auch Steinkohle, Petroleum, Leuchtgas hervorgehen, erfolgt aber durch die Sonne, welche die Kohlensäure und das Wasser in Kohlenwasserstoffverbindungen und freien Sauerstoff zerlegt; die chemische Spannkraft der Kohle und der Kohlenverbindungen ist also potentiell gewordene kinetische Energie der Sonne. Elektrische Motoren, soweit sie durch Batterien getrieben werden, beziehen ihre Energie aus der Oxydation von Zink, welches aus seinen natürlichen Erzen wiederum durch Kohle, also ein Produkt der Sonnenenergie, reduzirt worden ist.

Endlich hat auch die Kraft der Arbeitsthiere und des Menschen, und ebenso deren Wärme, ihre Quelle in der chemischen Spannkraft der Nahrungsmittel, d. h. in letzter Instanz wiederum in der in der Pflanze deponirten Sonnenenergie.

Erster Abschnitt.

Der Stoffwechsel des Organismus.

Einleitung.

Chemische Bestandtheile des menschlichen Körpers.

A. Elemente.

Folgende Elemente setzen den menschlichen Körper zusammen: Sauerstoff, Wasserstoff, Kohlenstoff, Stickstoff, Schwefel, Phosphor, Chlor, Jod, Fluor, Kiesel; — Kalium, Natrium, Calcium, Magnesium, Eisen, Mangan. Zuweilen finden sich auch Spuren von Lithium, Blei und Kupfer.

Nur wenige dieser Elemente sind in freiem Zustande*) im Organismus vorhanden, nämlich:

1. *Sauerstoffgas* O_2 wird in freiem Zustande in den Körper aufgenommen und zu den Oxydationsprozessen des Organismus verwandt. Er findet sich in vielen Körperflüssigkeiten, theils einfach gelöst, theils in lockerer chemischer Bindung.

2. *Ozon* O_3; diese aktivere Sauerstoffmodifikation lässt sich im Blute, wenigstens unter gewissen Umständen, nachweisen, und spielt möglicherweise in den Geweben bei den Oxydationsprozessen eine Rolle.

3. *Stickstoffgas* N_2 wird beständig aus der Atmosphäre aufgenommen und findet sich in Folge dessen in den Körperflüssigkeiten gelöst. Ausserdem wird es nach Einigen bei der Oxydation stickstoffhaltiger organischer Verbindungen frei und in diesem Zustande ausgeschieden.

4. *Wasserstoffgas* H_2 kommt im Darmkanal als Zersetzungsprodukt unbekannten Ursprungs, vielleicht von Buttersäuregährung herrührend, vor.

*) Man erinnere sich übrigens, dass auch die sog. freien Elemente in Wirklichkeit Verbindungen mehrerer gleichnamiger Atome sind, z. B. Sauerstoff O_2, Ozon O_3, Stickstoff N_2.

B. Chemische Verbindungen.

Von den im Organismus vorkommenden Verbindungen gehört die grosse Mehrzahl zu den organischen oder kohlenstoffhaltigen, und auf der Oxydirbarkeit derselben beruhen, wie in der Einleitung erwähnt ist, im Wesentlichen die Arbeitsleistungen des Thieres. Die Endprodukte der thierischen Verbrennung sind zum Theil unorganische Substanzen, wie Kohlensäure, Wasser, Ammoniak, zum Theil aber führt die Verbrennung nicht zu den äussersten möglichen Produkten, sondern die Stoffe verlassen den Organismus in noch organischen, wenn auch zum Theil sehr einfachen Atomgruppen, wie Oxalsäure, Harnstoff.

Von den zahlreichen aus den thierischen Geweben und Flüssigkeiten isolirten organischen Verbindungen sind diejenigen am besten bekannt, welche den Endprodukten der thierischen Oxydation am nächsten stehen: diese sind grossentheils krystallisirbar, was ihre Reingewinnung sehr erleichtert, und vermöge ihres einfacheren chemischen Baues auch theilweise synthetisch herstellbar, und in ihrer Konstitution gut bekannt. Man erkennt leicht, dass die Oxydation mit einem Zerfall komplizirter Moleküle verbunden ist, und zu immer einfacheren Produkten, schliesslich sogar zu unorganischen führt. Dagegen sind diejenigen Verbindungen, an welche die Lebensprozesse am unmittelbarsten geknüpft sind, von so verwickelter Zusammensetzung, dass sie, selbst wenn ihre Reindarstellung gelingt, zu unübersehbar komplizirten Formeln führen, welche keine Vermuthungen über die Konstitution zulassen. Mit der Komplizirtheit der Zusammensetzung wächst auch die Anzahl verwandter, isomerer oder doch nahezu gleich zusammengesetzter Glieder einer Gruppe, welche sich nur schwer von einander trennen und nur durch unsichere Kennzeichen unterscheiden lassen. Noch schlimmer ist es, dass viele dieser Substanzen so ungemein unbeständig sind, dass sie schon unter der Einwirkung der zu ihrer Isolirung disponiblen Methoden sich zersetzen, so dass gerade die wichtigsten Verbindungen der lebenden Gewebe vor der Hand noch jeder Darstellungsmethode spotten und gänzlich unbekannt sind.

So ist es auch keineswegs erwiesen oder wahrscheinlich, dass jeder Schritt in den chemischen Umsetzungen des Organismus in Oxydation besteht, wenn auch der Vergleich der aufgenommenen und der ausgeworfenen Stoffe diesen Prozess als den vorherrschenden im Thiere kennzeichnet. Im Einzelnen kommen vielfach nichtoxydative Spaltungen, besonders solche mit Wasseraufnahme (von mir als „hydro-

lystische" bezeichnet) vor, und andererseits ist erwiesen, dass sich grade die wesentlichsten Gewebsbestandtheile aus Bestandtheilen der Nahrung erst durch Synthesen aufbauen. Freilich sind die thierischen Synthesen, soweit bekannt, nur sog. „hydrolytische", d. h. Aneinanderlegung von Molekülen unter Wasseraustritt, während die Pflanze Synthesen komplizirter organischer Verbindungen aus Elementen oder unorganischen Verbindungen auszuführen vermag. Manche bezeichnen die chemischen Uebergänge aus den Nahrungsstoffen zu den eigentlichen Gewebsbildnern als „Assimilation" oder „progressive Metamorphose", die Uebergänge aus den Gewebsbildnern zu den Endprodukten des Stoffwechsels als „regressive Metamorphose". Bei ersterer scheint die Synthese, bei letzterer die Spaltung und Oxydation zu überwiegen.

Die unorganischen Verbindungen, welche der Körper aufnimmt, durchlaufen den Organismus im Wesentlichen ohne Wechsel ihrer Atomgruppirung. Die hauptsächlichste derselben, das Wasser, dient als allgemeines Lösungsmittel im Körper, bildet der Masse nach den Hauptbestandtheil sämmtlicher Organe, mit Ausnahme der Knochen, und wird beständig in grossen Mengen aufgenommen und ausgeschieden, ein kleiner Theil auch im Körper selbst gebildet (s. oben). Unorganische Salze kommen ebenfalls in allen Körpertheilen vor, aber (mit Ausnahme der Knochen, die grösstentheils aus Salzen bestehen) nur in geringer Menge; bei der Verbrennung von Körpertheilen bleiben sie als „Asche" zurück. Ihre Bedeutung im Organismus ist nur zum kleinen Theile aufgeklärt. Grossentheils scheinen sie nicht einfach gelöst zu sein, sondern mit organischen Körperbestandtheilen noch unbekannte chemische Verbindungen zu bilden. Nur so ist es verständlich, dass ihre Menge in sehr konstanten Verhältnissen zu derjenigen anderer Substanzen steht, z. B. in den Knochen, und dass die Löslichkeit und Beschaffenheit gewisser Körper, z. B. der Eiweisskörper, sehr von den gleichzeitig vorhandenen Salzen abhängt. Die Kenntniss der im Organismus wirklich vorkommenden Salze ist übrigens noch höchst unvollkommen, da einmal die chemische Analyse der Aschen nur die darin vorhandenen Säuren und Metalle, nicht aber deren Verbindungen als Salze kennen lehrt, und zweitens die Säuren, die sich in der Asche finden, wie Phosphorsäure, Kohlensäure, zu einem Theil durch die Veraschung selbst entstanden sein können.

Unter den in den Auswurfsstoffen des Körpers vorkommenden Salzen finden sich auch solche, welche nicht mit der Nahrung auf-

genommen, sondern erst im Organismus entstanden sind. Es sind dies namentlich Antheile der kohlensauren, schwefelsauren, phosphorsauren Salze.

Folgende chemische Verbindungen kommen im Körper vor:

1. **Wasser** H_2O ist, wie schon bemerkt, als allgemeines Lösungsmittel ein Hauptbestandtheil sämmtlicher Säfte und Gewebe (etwa 70 pCt. des ganzen Körpers; Näheres s. in der Tabelle unten). Es wird in grossen Mengen fortwährend mit der Nahrung aufgenommen und aus dem Körper ausgeschieden; kleinere Mengen bilden sich im Organismus durch Oxydation des Wasserstoffs organischer Verbindungen.

Wasserstoffsuperoxyd H_2O_2 soll nach Einigen im Organismus vorkommen und bei der thierischen Oxydation eine Rolle spielen. Durch die Berührung mit manchen thierischen Substanzen (Fibrin, rothe Blutkörperchen, Protoplasma) wird das Wasserstoffsuperoxyd, wie durch Platinmohr u. dgl., katalysirt, d. h. in Wasser und Sauerstoff gespalten. Hitze vernichtet die katalysirende Eigenschaft dieser Substanzen.

2. **Unorganische (C-freie) Säuren und deren Salze.**

1) *Chlorwasserstoffsäure* ClH kommt frei im Magensaft vor. Ihre Salze (Chloride) sind im Körper sehr verbreitet, namentlich Chlornatrium ClNa, Chlorcalcium Cl_2Ca; beide leicht löslich.

2) *Fluorwasserstoffsäure* FlH kommt als Fluorcalcium Fl_2Ca (unlöslich) im Knochen und in den Zähnen vor.

3) *Schwefelsäure* SO_4H_2 kommt in Salzen (neutrales schwefelsaures Natron SO_4Na_2, schwefelsaurer Kalk SO_4Ca), ferner in komplizirteren Verbindungen (vgl. unten: Taurin) vielfach im Organismus vor.

Das saure Sekret einer Schneckenart (Dolium galea) enthält 2—4 pCt. freie Schwefelsäure. Das Natriumsulphat ist leichtlöslich, das Calciumsulphat schwerlöslich in Wasser.

4) *Phosphorsäure* (gewöhnliche, 3basische oder c-Phosphorsäure) PO_4H_3 kommt in Salzen (neutrales und saures phosphorsaures Kali und Natron PO_4K_2H und PO_4KH_2, basisch phosphorsaurer Kalk $(PO_4)_2Ca_3$, basisch phosphorsaure Magnesia, phosphorsaure Ammoniakmagnesia PO_4MgNH_4) und ferner in komplizirteren Verbindungen (vgl. unten: Glycerinphosphorsäure, Lecithin) vielfach im Körper vor.

Von den genannten Phosphaten sind die der Alkalien leichtlöslich, alle übrigen unlöslich, dagegen in Säuren leichtlöslich.

5) *Kieselsäure* SiO_2 ist in einigen Geweben des Körpers, vielleicht nur als zufälliger Bestandtheil durch Einathmen von Sandstaub, gefunden worden, und kommt als Ester (p. 23) in Federn vor.

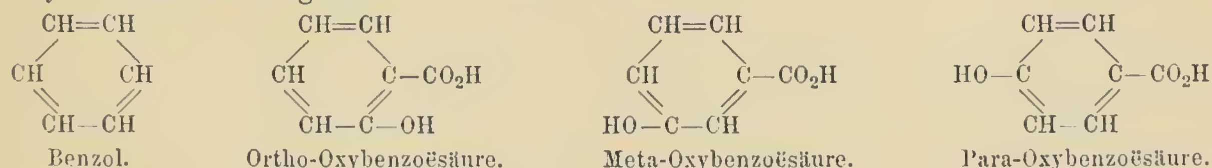
Die folgende Tabelle giebt eine ungefähre Uebersicht über den Wasser- und Aschengehalt einiger Körperbestandtheile:

In 100 Theilen:	Wasser	Asche
Zahnschmelz	3—6	90,4
Zahnbein	12	64,6
Knochen	5—16	48—65
Fettgewebe	14	0,1
Knorpel	62	3,4
Muskel	72—75	3,1
Gehirn, weisse Substanz	68	1,1
„ graue „	82	1,0
Blut	79	0,8
Milch	89	0,2
Galle	86—91	0,8
Harn	96	1,3
Transsudate	94—99	0,6—0,9

3. Kohlenwasserstoffe.

1) *Methan* (Grubengas) CH_4 bildet sich durch gewisse Gährungsprozesse im Inhalt des Digestionsapparates.

2) *Benzol* C_6H_6 kommt als solches nicht im Organismus vor, ist aber die Grundsubstanz der sogenannten aromatischen Verbindungen, deren der Organismus eine grosse Zahl enthält. Die Konstitution des Benzols ist aus dem folgenden Schema ersichtlich. In den Benzolderivaten, den sog. aromatischen Substanzen, sind die H-Atome durch Atomgruppen vertreten. Werden mehrere H-Atome vertreten, so sind durch die relative Stellung derselben in der Regel mehrere isomere Verbindungen möglich und nachweisbar. Beim Eintritt von zwei Atomgruppen in das Benzol sind z. B. drei solche Möglichkeiten vorhanden, welche man der Kürze halber durch die Vorsätze Ortho-, Meta- und Para- bezeichnet, z. B. sind die drei Oxybenzoësäuren folgende:



Benzol. Ortho-Oxybenzoësäure. Meta-Oxybenzoësäure. Para-Oxybenzoësäure.

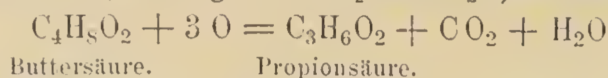
4. Organische (C-haltige) Säuren.

1) *Fettsäuren,* allgemeine Formel $C_nH_{2n}O_2$. Die Reihe der wichtigeren Fettsäuren lautet:

Ameisensäure	CH_2O_2	Laurostearinsäure	$C_{12}H_{24}O_2$
Essigsäure	$C_2H_4O_2$	Myristinsäure	$C_{14}H_{28}O_2$
Propionsäure	$C_3H_6O_2$	Palmitinsäure	$C_{16}H_{32}O_2$
Buttersäure	$C_4H_8O_3$	Margarinsäure	$C_{17}H_{34}O_2$
Baldriansäure	$C_5H_{10}O_2$	Stearinsäure	$C_{18}H_{36}O_2$
Kapronsäure	$C_6H_{12}O_2$	Arachinsäure	$C_{20}H_{40}O_2$
Kaprylsäure	$C_8H_{16}O_2$	Cerotinsäure	$C_{26}H_{52}O_2$ oder $C_{27}H_{54}O_2$
Kaprinsäure	$C_{10}H_{20}O_2$	Melissinsäure	$C_{30}H_{60}O_2$

Diese einbasischen Säuren bilden eine homologe Reihe; ihr Siedepunkt nimmt mit jedem eintretenden CH_2 um 19° zu; die C-ärmeren sind flüssig und flüchtig, die

C-reicheren fest und nichtflüchtig. Aus den letzteren entstehen die ersteren, in dem CH_2 durch Oxydation (Bildung von CO_2 und H_2O) herausgenommen wird, z. B.



$$C_4H_8O_2 + 3\,O = C_3H_6O_2 + CO_2 + H_2O$$

Buttersäure. Propionsäure.

Freie flüchtige Fettsäuren findet man häufig bei der Analyse von Körperbestandtheilen; indess ist ihr Vorkommen während des Lebens nicht festgestellt; die festen Fettsäuren kommen krystallisirt zuweilen in früher fetthaltig gewesenem Zellinhalte vor. Die Alkalisalze der Fettsäuren heissen Seifen, und sind in Wasser löslich, werden aber durch viel Wasser theilweise zersetzt.

2) *Glykolsäuren*, allgemeine Formel $C_nH_{2n}O_3$.

Die Glykolsäuren entstehen durch Oxydation aus den Fettsäuren, indem ein mit C verbundenes H-Atom durch OH ersetzt wird; auch in diesem OH ist H durch Metall vertretbar, so dass diese Säuren zweiwerthig sind, wenn auch die meisten bisher nur in einwerthigen Salzen bekannt sind. Aus denjenigen Fettsäuren, welche mehr als 2 C-Atome enthalten (also von der Propionsäure ab), können mehrere isomere Glykolsäuren entstehen, je nach dem C-Atom, in welches die zweite OH-Gruppe eintritt; man bezeichnet diese Säuren mit α, β, γ u. s. w., je nachdem die OH-Gruppe, von der Gruppe CO.OH ab gerechnet, in das nächste, zweitnächste, drittnächste u. s. w. C-Atom eingetreten ist. Die wichtigeren Glykolsäuren sind:

Kohlensäure (Oxyameisensäure)	CH_2O_3
Kohlensäure-Anhydrid	CO_2
Glykolsäure (Oxyessigsäure)	$C_2H_4O_3$
Milchsäure (Oxypropionsäure)	$C_3H_6O_3$
Oxybuttersäure	$C_4H_8O_3$
Oxybaldriansäure	$C_5H_{10}O_3$
Leucinsäure (α-Oxykapronsäure?)	$C_6H_{12}O_3$

Von diesen Säuren kommt im Organismus vor:

Kohlensäure, als Anhydrid und in Salzen und Amiden (Harnstoff etc.), das hauptsächlichste Produkt der thierischen Oxydation. Die wichtigsten Salze sind: einfach und doppelt kohlensaures Natron (CO_3Na_2 und CO_3NaH), kohlensaurer Kalk (CO_3Ca) und kohlensaure Magnesia (CO_3Mg). Löslichkeit wie bei den Phosphaten.

Aethylidenmilchsäure (α-Oxypropionsäure) $CH_3-\underset{\displaystyle OH}{\underset{|}{C}H}-CO-OH$ in zwei Modifikationen: eine optisch inaktive (Gährungsmilchsäure) in der sauren Milch, und eine die Polarisationsebene nach rechts drehende (Fleisch- oder Paramilchsäure) im Muskel; für letztere ist $\alpha D = + 3{,}5$ *).

Die optisch inaktive Milchsäure besteht aus gleichen Theilen rechts- und links-

*) αD ist die spezifische Drehung der Substanz für Natriumlicht (Linie D); d. h. die Anzahl der Grade, um welche eine 0,1 m lange Schicht einer 100 prozentigen Lösung der Substanz die Polarisationsebene des Natriumlichtes drehen würde; + bedeutet Rechtsdrehung, — Linksdrehung.

drehender Säure; durch Gährung des Ammoniaksalzes mit Penicillium glaucum wird letztere zerstört, und es entsteht rechtsdrehende Paramilchsäure.

Aethylenmilchsäure (β-Oxypropionsäure) $CH_2—CH_2—CO—OH$ (mit OH am ersten C) kommt in sehr geringer Menge neben der vorigen im Muskel vor.

β-Oxybuttersäure, linksdrehend, findet sich im diabetischen Harn.

Die *Glykolsäure* und *Leucinsäure* gewinnt man aus den entsprechenden Amidosäuren (Glykokoll und Leucin, s. unten) durch Behandeln mit salpetriger Säure.

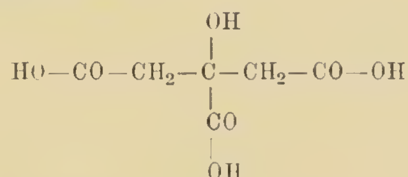
3) *Oxalsäuren*, allgemeine Formel $C_nH_{2n-2}O_4$.

Die Oxalsäuren sind zweibasische Säuren, welche durch Oxydation der Fettsäuren oder Glykolsäuren (mit Austritt von H_2O) entstehen. Die hier in Betracht kommenden Glieder der Reihe sind:

Oxalsäure	$C_2H_2O_4$	HO—CO—CO—OH
Malonsäure	$C_3H_4O_4$	HO—CO—CH_2—CO—OH
Bernsteinsäure	$C_4H_6O_4$	HO—CO—CH_2—CH_2—CO—OH

Von diesen kommt normal nur die Oxalsäure, vielleicht auch die Bernsteinsäure, im Organismus in Form von Salzen vor.

Eine dieser Reihe verwandte Säure, die Citronensäure $C_6H_8O_7$, kommt in der Milch vor; ihre Konstitution ist:



4) *Oelsäuren*, allgemeine Formel $C_nH_{2n-2}O_2$.

Diese einbasischen Säuren entsprechen genau den Fettsäuren, in welchen jedoch 2 C-Atome doppelt verbunden sind. Einige Glieder dieser Reihe sind:

Akrylsäure	$C_3H_4O_2$	$CH_2=CH-CO_2H$
Krotonsäure	$C_4H_6O_2$	
Angelikasäure	$C_5H_8O_2$	
Oelsäure	$C_{18}H_{34}O_2$	

Nur die Oelsäure (Oleinsäure) kommt im Körper als Glycerid (Olein) vor.

5) *Cholalsäuren*, eigenthümliche Säuren von unbekannter, jedenfalls komplizirter Konstitution, welche in der Galle und im Darminhalt aller Thiere, meist in komplizirteren Verbindungen (vgl. unten bei Glykokoll und Taurin) vorkommen. Die hauptsächlichsten sind:

Cholalsäure	$C_{24}H_{40}O_5$		
Anhydride derselben:		Choloidinsäure	$C_{24}H_{38}O_4$
		Dyslysin	$C_{25}H_{36}O_3$?
Cholinsäure*)	$C_{25}H_{42}O_4$	(in kleinen Mengen)	
Hyocholalsäure	$C_{25}H_{40}O_4$	(in der Schweinegalle)	
		Hyodyslysin	$C_{25}H_{38}O_3$

*) Der für diese Säure von Latschinoff eingeführte Name Choleïnsäure ist verwerflich, weil so früher die Taurocholsäure bezeichnet wurde.

Chenocholalsäure	$C_{27}H_{44}O_4$	(in der Gänsegalle)
Guanogallensäure	?	(im Guano)
Lithofellinsäure	$C_{20}H_{36}O_4$	(in Darmkonkrementen, sog. Bezoaren).

Die Cholalsäuren sind in Wasser unlöslich, in Alkohol löslich, bilden leicht lösliche, seifenähnliche Alkalisalze und zeigen eine gemeinsame charakteristische (die PETTENKOFER'sche) Reaktion: mit Zucker und konzentrirter Schwefelsäure oder Phosphorsäure auf 60° erwärmt, geben sie (durch das aus ersteren entstehende Furfurol $C_5H_4O_2$, daher auch auf blossen Furfurolzusatz) eine purpurviolette Färbung. Unter ihren mannigfachen Oxydationsprodukten ist am bemerkenswerthesten die Cholesterinsäure $C_8H_{10}O_5$, weil dieselbe auch aus dem Cholesterin (s. unten) erhalten wird. Sie drehen die Polarisationsebene nach rechts, für wasserfreie Cholalsäure $\alpha D = + 33,9$.

6) *Aromatische Säuren.* Säuren, in welchen die sehr beständige Atomgruppe Benzol (p. 17) enthalten ist, indem sie, durch Wegnahme eines H-Atoms einwerthig geworden, als sog. Phenyl (C_6H_5) ein H-Atom vertritt.

Einige aromatische Säuren von physiologischem Interesse sind (vgl. p. 17):

Benzoësäure (Phenyl-Ameisensäure oder Phenyl-Karbonsäure)	$C_6H_5.CO.OH$
Salicylsäure (Ortho-Oxyphenyl-Karbonsäure)	$HO.C_6H_4.CO.OH$
Anissäure (Methyl-Paraoxyphenyl-Karbonsäure)	$CH_3.O.C_6H_4.CO.OH$

Diese Säuren kommen im Organismus an sich nicht regelmässig vor, jedoch durchwandern sie denselben häufig in Folge ihres Vorkommens in pflanzlicher Nahrung und gehen dann im Organismus eigenthümliche Verbindungen ein (vgl. unter Glykokoll). Ferner entstehen sie möglicherweise aus den Eiweisskörpern, da dieselben Benzolgruppen enthalten.

7) *Rhodanwasserstoffsäure* NCSH kommt, wahrscheinlich als Kaliumsalz NCSK, im Speichel, Harn etc. vor.

5. Alkohole, Aldehyde und Ketone.

Die Alkohole sind Kohlenwasserstoffe, in welchen H-Atome durch OH substituirt sind, enthalten also im Allgemeinen die Gruppe CH(OH), oder (am Ende der Kette) $CH_2(OH)$. Ketone und Aldehyde enthalten die Gruppe CO, und zwar die Aldehyde am Ende der Kette, also COH.

1) *Cholesterin* $C_{26}H_{43}(OH)$, ein einatomiger Alkohol unbekannter Konstitution, kommt sehr verbreitet im Organismus vor, besonders in den Nervensubstanzen, der Galle und den Blutkörperchen.

Schmilzt bei 145°, in Wasser unlöslich, in Aether und heissem Alkohol löslich, krystallisirt aus letzterem in rhombischen Tafeln, die sich mit Schwefelsäure und Jod blau färben. Linksdrehend, $\alpha D = - 31,6$. Durch Oxydation liefert es Cholesterinsäure (s. oben). Im Wollfett der Schafe kommt eine isomere Verbindung vor, das Isocholesterin (E. SCHULZE). Auch in pflanzlichen Gebilden finden sich Cholesterine (Phytosterin, Kaulosterin, Paracholesterin etc.).

2) *Glycerin* $C_3H_5(OH)_3$, ein dreiatomiger Alkohol, kommt wahrscheinlich nur in Form von Esterarten im Körper vor (s. unten p. 22).

3) *Phenol* (syn. Phenolsäure, Karbolsäure, Oxybenzol) $C_6H_5(OH)$ und

4) *Brenzkatechin* (Ortho-Dioxybenzol) $C_6H_4(OH)_2$, sind ebenfalls fast nur in komplizirteren Verbindungen, und zwar im Harn vorhanden.

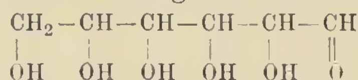
5) *Zuckerarten* sind vielatomige Alkohole mit Aldehyd- oder Ketongruppen, deren Konstitution und Synthese neuerdings zum Theil ermittelt worden ist (E. Fischer).

Sowohl für die Trennung als für die Synthese der Zuckerarten ist sehr wichtig die Eigenschaft derselben, mit Phenylhydrazin $C_6H_5.NH.NH_2$ charakteristische Verbindungen zu geben, indem der O der Aldehydgruppe mit dem H_2 des NH_2 austritt, und der Rest des Phenylhydrazins seine Stelle einnimmt. Diese Verbindungen heissen Hydrazone. Bei weiterer Einwirkung tritt noch ein zweites Molekül des Phenylhydrazins ein, und es entstehen Glykosazone oder abgekürzt Osazone.

Die Zuckerarten sind in Wasser und Alkohol leicht lösliche, süss schmeckende, krystallisirbare Körper, deren Lösungen die Polarisationsebene drehen und die durch ihre leichte Oxydirbarkeit viele Metalloxyde zu Oxydulen oder Metallen reduziren. Sie zerfallen unter der Einwirkung von gewissen Organismen (Hefezellen) und anderen sog. Fermenten unter Wärmeentwickelung in einfachere Verbindungen (Gährungsprozesse). Folgende Zuckerarten kommen im Organismus vor:

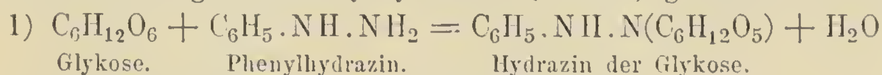
Traubenzucker $C_6H_{12}O_6$ (syn. Glykose, Dextrose, Stärkezucker, Krümelzucker, Harnzucker, Leberzucker), kommt spurweise im Blute, in der Leber, in den Muskeln und im Gehirn vor. In pathologischen Zuständen kann er massenhaft auftreten. Ausserdem ist dieser Atomkomplex in vielen komplizirteren Körperbestandtheilen vorhanden (s. unten). Er dreht die Polarisationsebene nach rechts, $\alpha D = +52{,}5$ für verdünnte Lösungen.

Der Traubenzucker ist ein fünfatomiger Alkohol mit einer Aldehydgruppe, also



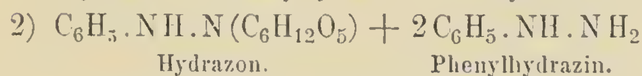
CH₂–CH–CH–CH–CH–CH mit OH OH OH OH OH O

Die Einwirkung des Phenylhydrazins (s. oben) gestaltet sich folgendermassen:



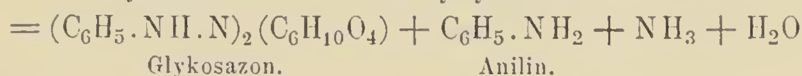
1) $C_6H_{12}O_6 + C_6H_5.NH.NH_2 = C_6H_5.NH.N(C_6H_{12}O_5) + H_2O$

Glykose. Phenylhydrazin. Hydrazin der Glykose.



2) $C_6H_5.NH.N(C_6H_{12}O_5) + 2\,C_6H_5.NH.NH_2$

Hydrazon. Phenylhydrazin.



$= (C_6H_5.NH.N)_2(C_6H_{10}O_4) + C_6H_5.NH_2 + NH_3 + H_2O$

Glykosazon. Anilin.

Gährungen: a. Zerfall in Alkohol und Kohlensäure ($C_6H_{12}O_6 = 2\,C_2H_6O + 2\,CO_2$) bei Gegenwart von Hefe; b. Zerfall in Milchsäure (p. 18) ($C_6H_{12}O_6 = 2\,C_3H_6O_3$) unter der Einwirkung gewisser Spaltpilzarten; die Milchsäure bildet unter der gleichen Bedingung weiter in alkalischer Lösung Buttersäure, Kohlensäure und Wasserstoffgas ($2\,C_3H_6O_3 = C_4H_8O_2 + 2\,CO_2 + 2\,H_2$). Auch blosse Alkalien verwandeln bei Körpertemperatur den Traubenzucker theilweise in Milchsäure (Nencki & Sieber).

Maltose $C_{12}H_{22}O_{11}$, bei der Einwirkung diastatischer Fermente auf Stärke, Glykogen etc. auftretend; geht durch Kochen mit Säuren in Traubenzucker über; $\alpha D = +140{,}6$.

Die Maltose gährt mit Hefe; reduzirt geringere Mengen Kupferoxyd als Traubenzucker.

Milchzucker $C_{12}H_{22}O_{11}$, Bestandtheil der Milch, ebenfalls rechtsdrehend, $\alpha D = + 52{,}53$. Dieser Zucker ist direkt nur der Milchsäuregährung fähig, wird aber durch Kochen mit verdünnter Schwefelsäure in eine der alkoholischen Gährung fähige Zuckerart (Laktose, $\alpha D = + 91$) verwandelt.

Inosit $C_6H_{12}O_6$, Bestandtheil der Muskeln und einiger anderen Gewebe, nicht drehend, ebenfalls der Milchsäuregährung fähig; kommt auch in Pflanzen vor.

Die Zuckerarten und deren Anhydride (s. unten) werden gewöhnlich unter dem Namen Kohlehydrate zusammengefasst, welcher nur ausdrückt, dass sie, neben Kohlenstoff, H und O in dem Mengenverhältniss wie sie im Wasser vorkommen enthalten.

Von näheren Verwandten der Zuckerarten sind hier zu erwähnen die

Glykuronsäure $C_6H_{10}O_7$, und deren Anhydrid $C_6H_8O_6$, im Harne mit gewissen eingegebenen Stoffen gepaart vorkommend (Kap. III.); auch aus Chondrin und aus dem indischen Farbstoff Purree darstellbar. Rechtsdrehend (+ 19,25) und reduzirend. Ferner das

Glykosamin (s. unten p. 29).

Während alle hier genannten Zuckerkörper Hexosen sind, d. h. Zuckermoleküle von 6C enthalten, scheinen auch Pentosen im Thierkörper vorzukommen, namentlich pathologisch.

6. N-freie Aether, Ester und Anhydride.

Wenn Alkoholradikale oder Säureradikale oder Alkohol- und Säureradikale durch Sauerstoffatome zusammengehalten werden, so entstehen Aether, im letztgenannten Falle meist als Ester bezeichnet; sind mehrere gleiche Radikale auf diese Weise untereinander verbunden, so nennt man die Verbindungen auch Anhydride. Z. B.

$C_2H_5.O.C_2H_5$	$C_2H_5.O.C_2H_3O$	$C_2H_3O.O.C_2H_3O$
Aethyläthyläther (gewöhnlicher Aether oder Alkoholanhydrid).	Acetyläthyläther oder Ester (Essigäther).	Acetylacetyläther (Essigsäureanhydrid).

Die Aether, Ester und Anhydride entstehen aus den Alkoholen und Säuren durch Austritt von H_2O und gehen umgekehrt durch Aufnahme von H_2O wieder in diese über. Der erstere Prozess ist eine Synthese, der zweite eine Spaltung; beide Prozesse kann man zum Unterschied von anderen Synthesen und Spaltungen als hydrolytische bezeichnen. Die hydrolytischen Spaltungen werden zuweilen durch blosse Berührung mit Wasser, in anderen Fällen durch Erhitzung mit Wasser (zuweilen erst über 100°, „Ueberhitzen“ im zugeschmolzenen Rohre), oder durch Kochen mit Wasser und Alkalien oder Mineralsäuren, endlich schon bei mässiger Temperatur durch gewisse („hydrolytische“) Fermente bewirkt. Im Organismus kommen folgende Ester und Anhydride vor:

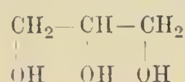
1) *Glycerinester* (Glyceride).

a. Die *neutralen Fette* (Schema s. unten) sind dreifache Ester des dreiatomigen Alkohols Glycerin mit den Fettsäuren und der Oel-

säure. Thierische Fette sind: Olein, Stearin, Margarin, Palmitin; ausserdem in der Milch (Butterfette): Myristin, Kaprinin, Kaprylin, Kapronin, Butyrin.

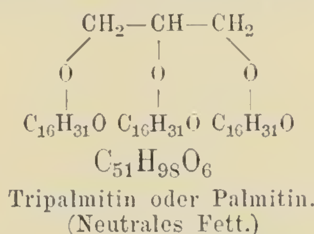
Von den neutralen Fetten sind die C-ärmeren und das Olein bei gewöhnlicher Temperatur flüssig (ölig), die übrigen schmelzbar: in Wasser unlöslich, in Aether und heissem Alkohol leicht löslich; flüssig machen sie Papier durchscheinend (Fettflecken); durch kolloide Substanzen (Kap. III.) lassen sie sich in Wasser in feinen Tropfen vertheilen, wobei die Flüssigkeit weiss und undurchsichtig wird (Emulsion). Durch hydrolytische Fermente oder durch Ueberhitzen mit Wasser (s. oben) werden sie unter Wasseraufnahme gespalten in Glycerin und freie Fettsäure, welche letztere, wenn sie zu den flüchtigen gehört, den „ranzigen" Geruch bewirkt. Mit Alkalien bilden sie Glycerin und Seifen (p. 18), welche Fette lösen.

b. Den neutralen Fetten schliesst sich noch ein anderer, aber saurer Glycerinester an, die G l y c e r i n p h o s p h o r s ä u r e $C_3H_9PO_6$, d. h. eine Vereinigung von Glycerin mit Phosphorsäure unter Austritt von 1 Mol. H_2O.



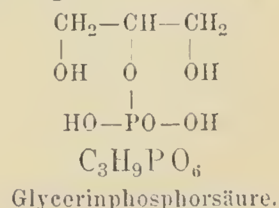
$C_2H_8O_3$

Glycerin.



$C_{51}H_{98}O_6$

Tripalmitin oder Palmitin.
(Neutrales Fett.)



$C_3H_9PO_6$

Glycerinphosphorsäure.

Die Glycerinphosphorsäure ist ein Zersetzungsprodukt des Lecithins (s. unten).

2) Im *Walrath* (aus den Schädelhöhlen einiger Wale) kommen einatomige Ester der Fettsäuren mit dem Cetylalkohol (Aethal) $C_{16}H_{33}.OH$ vor, namentlich *Palmitinsäure-Cetylester* $C_{16}H_{33}.O.C_{16}H_{31}O$.

3) *Cholesterinester* mit Fettsäuren und aromatischen Säuren sind im Blute und in Geweben mehrfach gefunden. Ein Kieselsäureester eines dem Cholesterin nahestehenden Alkohols kommt in den Federn vor (Drechsel).

4) *Zuckeranhydride.* Im Pflanzenreich sind gewisse Substanzen sehr verbreitet, welche durch hydrolytische Einflüsse (s. oben: Kochen mit verdünnten Säuren, Einwirkung gewisser Fermente) sich unter Wasseraufnahme in Zucker verwandeln, also als Anhydride des Zuckers zu betrachten sind. Die Hauptvertreter derselben sind: Stärke, Cellulose, und das Zwischenprodukt zwischen Stärke und Zucker: Dextrin, sämmtlich von der Zusammensetzung $C_6H_{10}O_5$. Die Formeln dieser Körper, welche sich zu den Zuckerarten verhalten wie die Aether zu den Alkoholen, sind demnach zu vervielfachen, und ihre Umwandlung in Zucker ist in Wirklichkeit eine S p a l t u n g; man nennt sie daher auch P o l y s a c c h a r i d e. Auch unter den Zuckerarten selbst ist vermuthlich der Milchzucker ein Aether der Laktose (p. 22); ähnlich verhält sich die Maltose und der Rohrzucker; alle drei sind D i s a c c h a r i d e.

Die Verzuckerung der Stärke geht so vor sich, dass das Molekül $n(C_{12}H_{20}O_{10})$ sich zunächst spaltet in Maltose $C_{12}H_{22}O_{11}$ (p. 21) und Dextrin $(n-1)(C_{12}H_{20}O_{10})$, letzteres abermals in Maltose und ein Dextrin von kleinerem Molekül $(n-2)$ $(C_{12}H_{20}O_{10})$ u. s. f., bis zu einem Dextrin, das nicht mehr angegriffen wird.

Andere in den Pflanzen, zum Theil auch in den Thieren vorkommende Körper, die G l u k o s i d e, sind Aether aus Zucker und anderen Atomgruppen, und spalten sich daher durch hydrolytische Einflüsse in diese und Traubenzucker.

Im thierischen Körper ist von eigentlichen Zuckeranhydriden sicher nur nachgewiesen das

Glykogen $C_6H_{10}O_5$ (wahrscheinlich ein Vielfaches dieser Formel), Bestandtheil der Leber, der Muskeln und, wie es scheint, sämmtlicher embryonalen Organe, in Wasser mit Opaleszenz wenig löslich, dem Dextrin in der rothbraunen Jodreaktion und dem rechtsseitigen Drehungsvermögen ($\alpha D = + 203—226$) am nächsten stehend, durch Säuren in Traubenzucker, durch Fermente in Maltose übergehend.

Im Gehirn findet sich ausserdem eine der Stärke ähnliche, mit Jod sich bläuende Substanz.

Thierisches Gummi $C_{12}H_{20}O_{10}$ ist in zahlreichen Geweben enthalten, und lässt sich aus Mucin, Chondrin, Paralbumin etc. durch hydrolytische Spaltung gewinnen; färbt sich nicht mit Jod, reduzirt nicht, wird aber durch Kochen mit Säuren in einen reduzirenden Körper verwandelt (Landwehr).

7. Ammoniak und basische Ammoniakderivate.

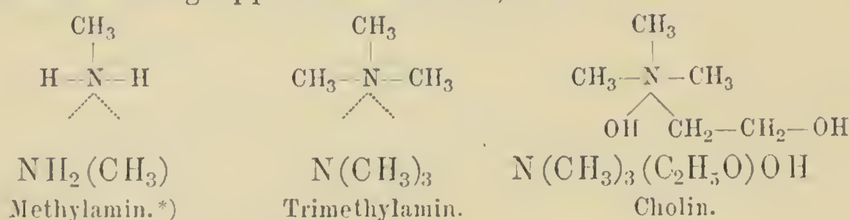
1) *Ammoniak* NH_3 und dessen Salze kommen spurweise in vielen Körperbestandtheilen, z. B. im Blute, vor.

Das Ammoniak kann sich an der Bildung von Verbindungen betheiligen, indem es als einwerthige Gruppe NH_2 oder als zweiwerthige Gruppe NH 1 oder 2 Valenzen sättigt, oder mit anderen Worten, indem die H-Atome des NH_3 durch andere Atomgruppen vertreten werden.

In die Gruppe der Ammoniakderivate gehören fast alle ihrer Zusammensetzung nach genauer bekannten stickstoffhaltigen Körperbestandtheile; dieselben gehen aus den Eiweisskörpern und deren Abkömmlingen hervor, in welchen also wahrscheinlich ebenfalls Stickstoff in der Form des Ammoniaks vorhanden ist, zum Theil aber vielleicht auch in der Form des Cyans. Hier kommen in Betracht:

a. Amine,

Verbindungen, in welchen H-Atome des Ammoniaks oder des Ammoniumoxydhydrats durch Kohlenwasserstoffgruppen ersetzt sind, z. B.



$NH_2(CH_3)$ Methylamin.*) | $N(CH_3)_3$ Trimethylamin. | $N(CH_3)_3(C_2H_5O)OH$ Cholin.

2) *Methylamin* $NH_2(CH_3)$, und

3) *Trimethylamin* $N(CH_3)_3$, kommen als Zersetzungsprodukte des Cholins und Kreatins (s. unten) vor.

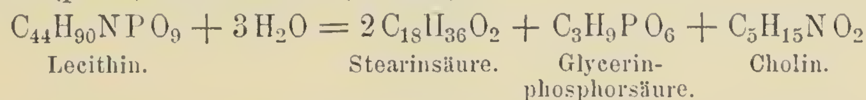
4) *Cholin* oder *Neurin*, $C_5H_{15}NO_2$, Trimethyl-Oxyaethyl-Ammoniumoxydhydrat, ist ein Zersetzungsprodukt des Lecithins (s. unten). Man erhält es synthetisch aus Glykolderivaten und Trimethylamin, was leicht aus dem obigen Schema des Cholins zu ersehen ist; denn wenn man die beiden durch die schrägen Striche mit dem N

*) Die beiden punktirten Affinitätsstriche im Schema deuten an, dass der Stickstoff auch fünfwerthig auftreten kann, z. B. in den Ammoniumsalzen.

verbundenen Gruppen für sich vereinigt, so erhält man das Modell des Glykols und der Rest ist Trimethylamin. Nach Anderen ist das Neurin Trimethyl-Vinyl-Ammoniumoxydhydrat $(CH_3)_3N<^{OH}_{CH=CH_2}$, also nicht mit dem Cholin identisch. Es kommt als Fäulnissprodukt neben anderen ähnlichen Alkaloiden, den sog. Ptomainen, in Leichen vor (Brieger). Als eine Verbindung des Cholins ist anzuführen das

Lecithin $C_{44}H_{90}NPO_9$, Bestandtheil der Nervensubstanz, des Blutes, des Samens, des Eidotters u. s. w., in welchen es zum Theil in komplizirteren Verbindungen vorkommt.

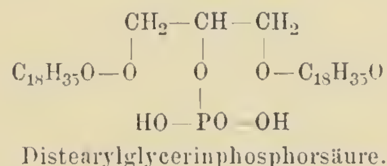
Das Lecithin ist in Alkohol und Aether etwas löslich; in Wasser quillt es nur kleisterartig auf. Beim Kochen mit Baryt liefert es: Stearinsäure, Glycerinphosphorsäure (p. 23) und Cholin (s. oben):



$$C_{44}H_{90}NPO_9 + 3H_2O = 2C_{18}H_{36}O_2 + C_3H_9PO_6 + C_5H_{15}NO_2$$

Lecithin. Stearinsäure. Glycerinphosphorsäure. Cholin.

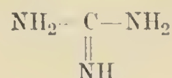
Es ist eine H_2O-ärmere Verbindung des Cholins und der Distearyl-Glycerinphosphorsäure:



Distearylglycerinphosphorsäure.

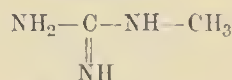
Letztere ist ein Stearin, in welchem statt der dritten Stearinsäure ein Phosphorsäurerest am Glycerin haftet. Ob jene Verbindung ein Salz (Diaconow) oder eine Art Aether ist (Strecker), ist streitig. Das distearylglycerinphosphorsaure Cholin ist dargestellt (Drechsel & Hundeshagen), mit dem Lecithin aber nicht identisch. Neben dem Distearinlecithin scheint auch ein Dioleinlecithin, ein Olein-Palmitin-Lecithin u. s. w. vorzukommen.

5) *Guanidin*, Diamido-Imido-Kohlenstoff, CH_5N_3, ein Zersetzungsprodukt des Guanins (s. unten); in Wasser und Alkohol leicht löslich. Man erhält es synthetisch aus Chlorpikrin $C(NO_2)Cl_3$ und Ammoniak: $CNO_2Cl_3 + 4NH_3 = CH_5N_3 + N_2 + 2H_2O + 3HCl$. Das Guanidin ist dem Harnstoff (s. unten) nahe verwandt.



Guanidin.

6) *Methyluramin*, Methyl-Guanidin, $C_2H_7O_3$, ein Zersetzungsprodukt des Kreatins (s. unten).



Methyluramin.

7) *Spermin* C_2H_5N findet sich als Phosphat krystallinisch im menschlichen Samen (Schreiner). Das isomere synthetisch dargestellte Aethylenimin $C_2H_4.NH$ hat ähnliche Eigenschaften.

8) *Indol* C_8H_7N (Baeyer), die Grundsubstanz der Indigokörper und

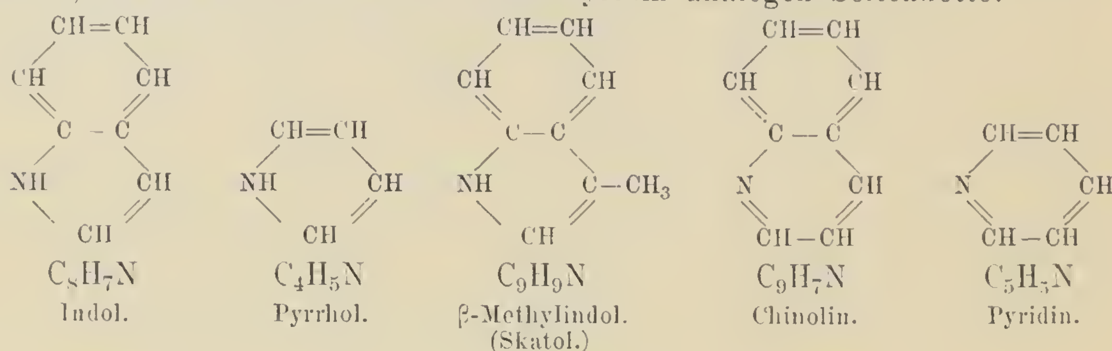
9) *Skatol* oder β-Methyl-Indol C_9H_9N (Nencki & Brieger) kommen als Zersetzungsprodukte des Eiweiss im Darminhalt und in faulenden Massen vor, und sind aus Indigo, sowie synthetisch darstellbar.

Beide Körper sind krystallinisch, schmelzbar (Indol bei 52°, Skatol bei 95°), flüchtig und höchst übelriechend.

Das Indol ist ein Benzol mit einer an zwei benachbarte C-Atome angreifenden Seitenkette, welche dem Pyrrhol analog ist (s. die Schemata). Von den zahlreichen

denkbaren Methylindolen ist ausser dem β-Körper (Konstitution s. unten) auch der α-Körper synthetisch erhalten (Fischer). Sowohl Indol als Skatol geben wie Benzol Karbonsäuren, welche der Benzoësäure (p. 20) entsprechen.

10) *Chinolin* C_9H_7N, kommt im Organismus nur als Bestandtheil der Kynurensäure vor (s. unten). Die Konstitution, welche derjenigen des Indols etwas nahesteht, ist ein Benzol mit einer dem Pyridin analogen Seitenkette.



C_8H_7N Indol. — C_4H_5N Pyrrhol. — C_9H_9N β-Methylindol. (Skatol.) — C_9H_7N Chinolin. — C_5H_5N Pyridin.

b. Amide,

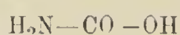
Verbindungen, in welchen die OH-Gruppe von Säuren durch NH_2 ersetzt ist:

11) *Harnstoff*, Diamid der Kohlensäure, $CO(NH_2)_2$,



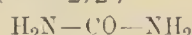


Kohlensäure.





Monamid der Kohlensäure (Karbaminsäure).





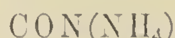
Diamid der Kohlensäure (Karbamid oder Harnstoff).

einer der einfachsten Amidkörper, welcher das Hauptprodukt der Oxydation stickstoffhaltiger Substanzen im Organismus bildet und in grossen Mengen mit dem Harn entleert wird.

Der Harnstoff ist krystallisirbar, in Wasser und Alkohol leicht löslich, giebt mit Salpetersäure und Oxalsäure schwer lösliche Salze, mit salpetersaurem Quecksilberoxyd einen weissen Niederschlag. Bei Gegenwart faulender Substanzen, ferner beim Kochen mit Alkalien, beim Ueberhitzen mit Wasser, nimmt er $2H_2O$ auf und liefert kohlensaures Ammoniak: $CO(NH_2)_2 + 2H_2O = CO(O.NH_4)_2$. Harnstoff war die erste organische Substanz, welche synthetisch dargestellt wurde (Wöhler); man kann ihn auf verschiedene Weise künstlich erhalten, z. B. aus iso-cyansaurem Ammoniak durch Erhitzen, wobei die Atome sich umlagern.



Iso-Cyansäure.



Iso-cyansaures Ammoniak.



Harnstoff.

Ferner aus Chlorkohlenoxyd (Phosgengas) und Ammoniak: $COCl_2 + 2NH_3 = CO(NH_2)_2 + 2HCl$.

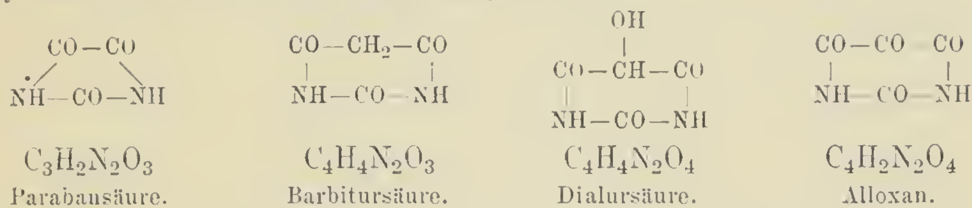
In den beiden NH_2-Gruppen des Harnstoffs können noch H-Atome durch Alkohol- oder Säureradikale vertreten werden. Verbindungen der letzteren Art, namentlich mit Ersetzung von 2H durch zweiwerthige Säureradikale, erhält man vielfach bei der künstlichen Oxydation der Harnsäure neben dem einfachen Harnstoff. Namentlich die Radikale der Oxalsäurereihe (p. 19) und der nächsten Abkömmlinge derselben*) bilden solche zusammengesetzte Harnstoffe: dieselben heissen zum Theil Säuren, weil das letzte noch vorhandene H-Atom der Amidgruppen durch Metall

*) Als solche sind hier anzuführen:

Tartronsäure = Oxymalonsäure, HO—CO—CH(OH)—CO—OH;

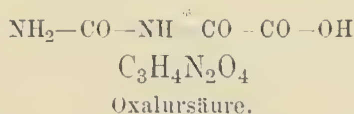
Mesoxalsäure = Dioxymalonsäure minus Wasser, HO—CO—CO—CO—OH.

vertreten werden kann. Einige dieser Körper sind: Parabansäure = Oxalylharnstoff $CO(NH)_2(C_2O_2)$, Barbitursäure = Malonylharnstoff, Dialursäure = Tartronylharnstoff, Alloxan = Mesoxalylharnstoff.



$C_3H_2N_2O_3$ Parabansäure. $C_4H_4N_2O_3$ Barbitursäure. $C_4H_4N_2O_4$ Dialursäure. $C_4H_2N_2O_4$ Alloxan.

Diese Harnstoffe nehmen bei hydrolytischer Behandlung entweder 1 oder 2 H_2O auf; im ersteren Fall öffnet sich der Ring und es bildet sich eine Säure, in welcher nur noch die eine OH-Gruppe durch Harnstoff vertreten ist; tritt auch das zweite Mol. H_2O ein, so spaltet sich der Harnstoff ganz von der Säure ab: z. B. liefert für die Parabansäure der erste H_2O-Eintritt (an der im Schema der Parabansäure durch . bezeichneten Stelle) Oxalursäure:



$NH_2—CO—NH^*—CO—CO—OH$

$C_3H_4N_2O_4$

Oxalursäure.

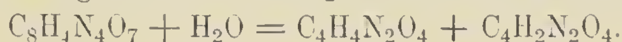
Der zweite H_2O-Eintritt (an der * Stelle) liefert Harnstoff und Oxalsäure.

Das Alloxan (s. oben), in Wasser leicht löslich, geht durch Reduktion über in Alloxantin ($C_8H_4N_4O_7$)



$$2\,C_4H_2N_2O_4 + H_2 = C_8H_4N_4O_7 + H_2O;$$

das Alloxantin ist eine ätherartige Verbindung des Alloxans und der Dialursäure (s. oben), und geht in Folge dessen unter H_2O-Aufnahme in diese beiden Körper über:



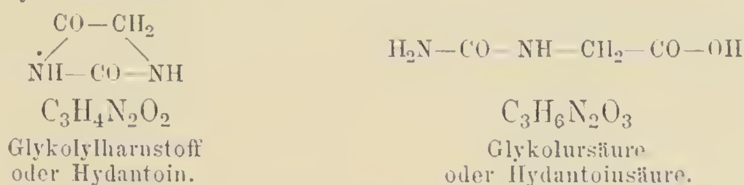
$$C_8H_4N_4O_7 + H_2O = C_4H_4N_2O_4 + C_4H_2N_2O_4.$$

Die Dialursäure erhält man durch weitere Reduktion des Alloxans oder des Alloxantins:



$$C_4H_2N_2O_4 + H_2 = C_4H_4N_2O_4; \quad C_8H_4N_4O_7 + H_2O + H_2 = 2\,C_4H_4N_2O_4.$$

Wie die Oxalsäuren bilden auch die Glykolsäuren (p. 18) unter Austritt ihrer beiden HO-Gruppen mit H vom NH_2 des Harnstoffs, zusammengesetzte Harnstoffe, z. B. Hydantoin oder Glykolylharnstoff. Auch hier bildet sich durch Eintritt von H_2O (bei .) eine der Oxalsäure entsprechende Säure, die Hydantoinsäure oder Glykolursäure:

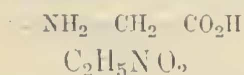


$C_3H_4N_2O_2$ Glykolylharnstoff oder Hydantoin.

$H_2N—CO—NH—CH_2—CO—OH$ $C_3H_6N_2O_3$ Glykolursäure oder Hydantoinsäure.

c. Amidosäuren und Diamidosäuren.

Säuren, in welchen H-Atome des Radikals durch NH_2 ersetzt sind, z. B.

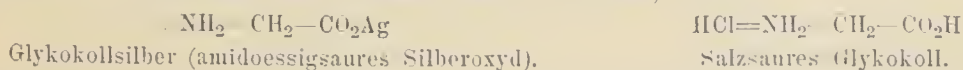


$NH_2—CH_2—CO_2H$

$C_2H_5NO_2$

Amidoessigsäure oder Glykokoll.

Die Amidosäuren verhalten sich einerseits wie Säuren, andererseits aber wie Basen, indem das Ammoniak mit Säuren sich verbindet, z. B.



$NH_2—CH_2—CO_2Ag$ Glykokollsilber (amidoessigsaures Silberoxyd). $HCl=NH_2—CH_2—CO_2H$ Salzsaures Glykokoll.

Mit salpetriger Säure behandelt gehen die Amidosäuren in Oxysäuren, also z. B.

die Amido-Fettsäuren in Oxy-Fettsäuren (Glykolsäuren, p. 18) über, indem die Gruppe NH_2 durch die Gruppe OH ersetzt wird.

12) *Glykokoll* (Glycin, Leimzucker) oder *Amidoessigsäure* $C_2H_5NO_2$, als solches nicht im Körper vorkommend, wohl aber in sogenannten gepaarten Säuren; ferner Spaltungsprodukt des Leimes.

Das Glykokoll, in Wasser leicht löslich und süss schmeckend, giebt mit salpetriger Säure Oxyessigsäure = Glykolsäure (p. 18). Es kann aus Chloressigsäure und Ammoniak synthetisch gewonnen werden. Ausser den schon angeführten salzartigen bildet es mit einbasischen Säuren Verbindungen der Art, dass ein H des NH_2 durch das Säureradikal vertreten wird (die OH-Gruppe und das H-Atom treten als H_2O aus). Solche Verbindungen (welche sämmtlich durch hydrolytische Einflüsse H_2O aufnehmen und in Glykokoll und Säure zerfallen), sogenannte gepaarte Säuren, sind:

Glykocholsäure (Glyko-Cholalsäure) $C_{26}H_{43}NO_6$, Bestandtheil der Galle. Entsprechend in der Schweinegalle *Hyoglykocholsäure* (p. 19) etc.

In Wasser schwer löslich, im Gegensatz zur Taurocholsäure.

Hippursäure (Glyko-Benzoësäure) $C_9H_9NO_3$,



Bestandtheil des Harns der Pflanzenfresser. Bei jedem Thier tritt sie auf nach dem Genuss von Benzoësäure und einigen anderen aromatischen Säuren (Zimmtsäure, Mandelsäure, Chinasäure), vgl. Kap. III.

Die Hippursäure ist in kaltem Wasser schwer löslich, leichter in heissem, sehr leicht in Alkohol. Andere aromatische Säuren, z. B. die mit Cl, OH etc. substituirten, bilden nicht Hippursäure selbst, sondern die ihr entsprechende Säure, in welcher das Benzol wie in der ursprünglichen Säure substituirt ist.

13) *Alanin, Amidopropionsäure,* $C_3H_5(NH_2)O_2$, kommt im thierischen Körper nicht vor. Dagegen ist ein Amid dieses Körpers, $H_2N.CO.CH_2.CH_2.NH_2$, also ein höheres Homologes des Harnstoffs, im Harn gefunden worden.

14) *Butalanin, Amidobaldriansäure,* $C_5H_9(NH_2)O_2$, und

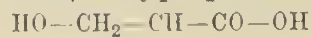
15) *Leucin, Amidokapronsäure* $C_6H_{11}(NH_2)O_2$, finden sich in vielen Körperbestandtheilen, jedoch ausser dem Pankreas wahrscheinlich nur als Fäulnissprodukte. Mit salpetriger Säure giebt Leucin Oxykapronsäure = Leucinsäure (p. 18). Das Leucin ist ein wichtiges Ingrediens der Eiweisskörper (s. unten).

Leucin ist rechtsdrehend ($\alpha D = + 17{,}5$ in saurer Lösung, Mauthner), in kaltem Wasser schwer, in Alkohol kaum löslich, in Alkalien leicht.

16) *Serin* $C_3H_7NO_3$, aus dem Seidenleim (s. unten) neben Leucin und Tyrosin durch Kochen mit Säuren erhalten. Giebt mit salpetriger Säure Dioxypropionsäure oder Glycerinsäure. Das Serin ist α-Amido-β-Oxypropionsäure:



Serin.



Glycerinsäure.

17) *Asparaginsäure* (Amidobernsteinsäure), $C_4H_5(NH_2)O_4$, und

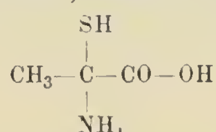
18) *Glutaminsäure* (nächstes Homologes derselben) $C_5H_7(NH_2)O_4$, beide aus Eiweisskörpern durch hydrolytische Spaltung entstehend.

19) *Ornithin* oder *Diamidovaleriansäure* $C_5H_8(NH_2)_2O_2$, Stoffwechselprodukt der Vögel (s. Kap. III.). — Eine Ornithinverbindung, das *Arginin* $C_6H_{14}N_4O_2$ tritt als Spaltungsprodukt der Eiweisskörper auf.

20) *Lysin* oder *Diamidokapronsäure* $C_6H_{10}(NH_2)_2O_2$ entsteht ebenfalls durch Spaltung von Eiweisskörpern (Drechsel).

21) *Cystin* $C_6H_{12}N_2S_2O_4$, Bestandtheil einzelner Drüsen, zuweilen auch im Harn und in Blasensteinen gefunden.

Das Cystin ist unlöslich in Wasser und Alkohol, leicht löslich in Alkalien; linksdrehend ($\alpha D =$ — 142 Külz, — 205,85 Mauthner). Durch Reduktion geht es leicht in Cysteïn $C_3H_7NSO_2$ über, dessen Konstitution wahrscheinlich ist:



22) *Taurin* $C_2H_7NSO_3$, Amido-Aethylschwefelsäure, kommt frei


Schwefelsäure.


Aethylschwefelsäure.


Amido-Aethylschwefelsäure.

in einigen Drüsen, ausserdem wie Glykokoll in gepaarter Verbindung mit Cholalsäure als

Taurocholsäure $C_{26}H_{45}NSO_7$, in der Galle vor.

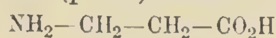
Das Taurin ist in Wasser löslich, in Alkohol unlöslich, die Taurocholsäure sehr leicht löslich (vgl. p. 28).

Eine strenggenommen nicht hierher gehörige Amidosubstanz ist das

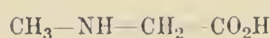
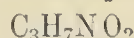
23) *Glykosamin* oder Amidoglykose $C_6H_{11}O_5.NH_2$, Zersetzungsprodukt des Chondrins und Chitins (s. unten), durch Behandlung mit salpetriger Säure in Traubenzucker übergehend.

d. Amidosäuren, in denen Wasserstoffe der Ammoniakgruppe selbst substituirt sind.

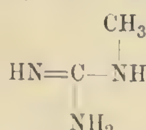
24) *Sarkosin*, Methylamido-Essigsäure oder Methylglykokoll, $C_3H_7NO_2$, erhält man beim Behandeln des Kreatins mit Alkalien (s. unten), oder auch synthetisch aus Chloressigsäure und Methylamin (vgl. oben p. 28 die Synthese des Glykokolls). Es ist dem Alanin (p. 28) isomer.

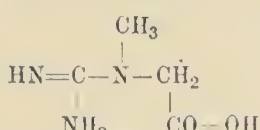


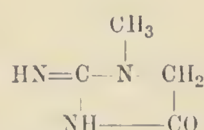
Alanin.



Sarkosin.

25) *Kreatin*, Methyluramido-Essigsäure $C_4H_9N_3O_2$, Bestandtheil des Blutes, der Muskeln, des Gehirns u. s. w.


Methyluramin (p. 25).


Methyluramido-Essigsäure (Kreatin).


Kreatinin (s. unten).

Kreatin ist in Wasser schwer, in Alkohol nicht löslich. Man erhält es synthetisch (Volhard) aus Cyanamid ($CN.NH_2$) und Sarkosin (s. oben); auch erkennt

man leicht im Schema des Kreatins links die Gruppe des Cyanamids, rechts die des Sarkosins. — Beim Kochen mit Baryt zerfällt das Kreatin unter Wasseraufnahme in Sarkosin und Harnstoff:

$$C_4H_9N_3O_2 + H_2O = \underset{\text{Sarkosin.}}{C_3H_7NO_2} + \underset{\text{Harnstoff.}}{CH_4N_2O}:$$

in der That unterscheidet sich der Harnstoff vom Cyanamid nur durch ein Plus von H_2O:

$$\underset{\text{Cyanamid (Konstitution zweifelhaft).}}{NH_2-CN \text{ oder } NH=C=NH} \qquad \underset{\text{Harnstoff.}}{NH_2-CO-NH_2}$$

Durch Oxydation (mit Quecksilberoxyd, Bleisuperoxyd u. s. w.) liefert das Kreatin: Methyluramin und Oxalsäure, was leicht verständlich ist, da Methyluramin und Essigsäure im Kreatin stecken (s. oben), und Oxalsäure eine zweifach oxydirte Essigsäure ist. Bei anderen Oxydationen liefert das Kreatin Methyl-Parabansäure (über Parabansäure s. p. 27), ebenfalls leicht verständlich.

Beim Erhitzen mit starken Säuren, auch durch blosses Kochen mit Wasser, ferner bei Gegenwart faulender Substanzen, giebt das Kreatin H_2O ab und verwandelt sich in

26) *Kreatinin* $C_4H_7N_3O$ (Schema p. 29), Bestandtheil des Harns.

Kreatinin ist in Wasser leicht löslich. Es giebt mit Chlorzink eine unlösliche charakteristisch krystallisirende Verbindung. Durch Alkalien wird es in Kreatin verwandelt. Aus Guanidin und Sarkosin kann es synthetisch gewonnen werden (Horbaczewski).

27) *Tyrosin* $C_9H_{11}NO_3$, eine aromatische Amidosäure, wird in geringeren Mengen neben Leucin gefunden. Es ist, wie Leucin, ein wichtiges Ingrediens der Eiweisskörper.

Tyrosin ist fast unlöslich in kaltem Wasser und Alkohol. Beim Erhitzen mit salpetersaurem Quecksilberoxyd in Gegenwart von wenig salpetriger Säure liefert es eine rothe Färbung. Synthetisch erhält man es durch Nitriren von Phenylalanin und Reduziren des gewonnenen Produktes (Erlenmeyer & Lipp). Das Thyrosin ist hiernach ein Oxyphenylalanin, und zwar spezieller Paraoxyphenyl-αAmidopropionsäure.

$$HO-C_6H_4-CH_2-\underset{\underset{NH_2}{|}}{CH}-CO_2H$$

Tyrosin.

Eine Phenyl-Amidopropionsäure kommt in Pflanzenkeimlingen vor (Schulze & Barbieri).

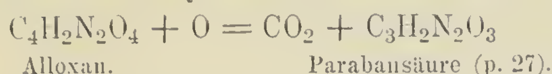
c. Sonstige Ammoniakderivate.

28) *Harnsäure* $C_5H_4N_4O_3$, ein Bestandtheil des Harns, bei einigen Thierklassen (Vögel, beschuppte Amphibien, Insekten) der Hauptbestandtheil desselben.

Die Harnsäure ist zweibasisch, wie die oben p. 26 f. angeführten zusammengesetzten Harnstoffe. Von den Salzen, von denen die sauren, wie die Harnsäure selbst, in Wasser sehr schwer löslich sind, kommen besonders harnsaures Natron und Ammoniak, beim Menschen hauptsächlich pathologisch, vor. Durch Oxydation liefert die Harnsäure: a. bei Gegenwart von Säuren: Alloxan und Harnstoff.

$$C_5H_4N_4O_3 + H_2O + O = \underset{\text{Alloxan (p. 27).}}{C_4H_2N_2O_4} + \underset{\text{Harnstoff.}}{CH_4N_2O}$$

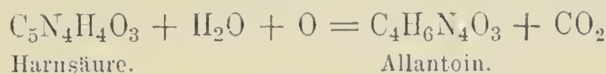
das Alloxan liefert durch weitere Oxydation Kohlensäure und Parabansäure:



$$C_4H_2N_2O_4 + O = CO_2 + C_3H_2N_2O_3$$

Alloxan. Parabansäure (p. 27).

b. bei Gegenwart von Alkalien: Allantoin (s. unten) und Kohlensäure:

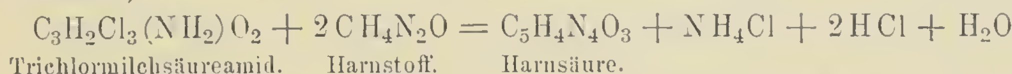


$$C_5N_4H_4O_3 + H_2O + O = C_4H_6N_4O_3 + CO_2$$

Harnsäure. Allantoin.

c. mit Salpetersäure zur Trockne verdampft giebt die Harnsäure einen gelbrothen Rückstand, der mit Ammoniak sich purpurroth färbt (Murexid, purpursaures Amoniak), mit Kali blau.

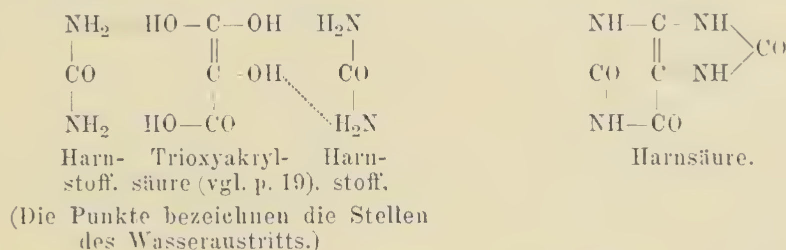
Synthetisch erhält man Harnsäure aus Trichlormilchsäureamid und Harnstoff (Horbaczewski):



$$C_3H_2Cl_3(NH_2)O_2 + 2\,CH_4N_2O = C_5H_4N_4O_3 + NH_4Cl + 2\,HCl + H_2O$$

Trichlormilchsäureamid. Harnstoff. Harnsäure.

Hieraus ergiebt sich folgende Konstitution der Harnsäure (Medicus), welche aus Trioxyakrylsäure und 2 Mol. Harnstoff unter Austritt von 4 Mol. H_2O entstanden gedacht werden kann:



(Die Punkte bezeichnen die Stellen des Wasseraustritts.)

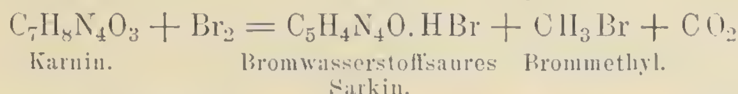
29) *Xanthin* $C_5H_4N_4O_2$ findet sich spurweise in vielen Organen (auch in Pflanzen) und im Harn, und kann künstlich aus Hypoxanthin und aus Guanin erhalten werden. Ueber die Konstitution s. unten bei Guanin.

In Wasser und Alkohol fast unlöslich. Ein Methylxanthin (Heteroxanthin) und ein Dimethylxanthin (Paraxanthin, isomer mit dem Theobromin des Kakao) kommen im Harne vor (Salomon).

30) *Hypoxanthin* oder *Sarkin* $C_5H_4N_4O$ kommt in Begleitung des Xanthins vor, in welches es durch Oxydationsmittel übergeführt werden kann. Es findet sich namentlich in der Milz, auch in Pflanzen. Ueber die Konstitution s. unten.

In Wasser etwas löslicher als Xanthin.

31) *Karnin* $C_7H_8N_4O_3$ findet sich im Fleischextrakt in geringer Menge; durch Brom wird es zu Sarkin oxydirt:



$$C_7H_8N_4O_3 + Br_2 = C_5H_4N_4O.HBr + CH_3Br + CO_2$$

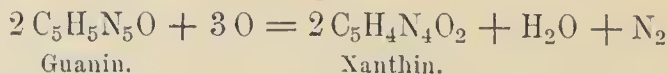
Karnin. Bromwasserstoffsaures Sarkin. Brommethyl.

32) *Adenin* $C_5H_5N_5$, Bestandtheil der Milz und des Pankreas; liefert durch Oxydation Hypoxanthin. Vermuthliche Konstitution s. unten.

33) *Guanin* $C_5H_5N_5O$ findet sich in geringen Mengen im Pankreas und in der Leber, ferner im Guano und in den Exkrementen der Spinnen.

Fast unlöslich. Die Krystalle, welche den Glanz und das Irisiren zahlreicher Hautgebilde bei niederen Wirbelthieren bewirken (v. Wittich), bestehen aus Gua-

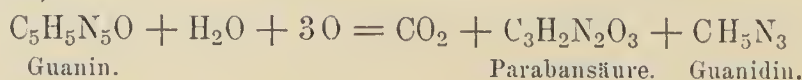
nin und Kalkverbindungen desselben (A. EWALD & KRUKENBERG). Durch Oxydation liefert das Guanin unter N-Entwickelung Xanthin:



$$2\,C_5H_5N_5O + 3\,O = 2\,C_5H_4N_4O_2 + H_2O + N_2$$

Guanin. Xanthin.

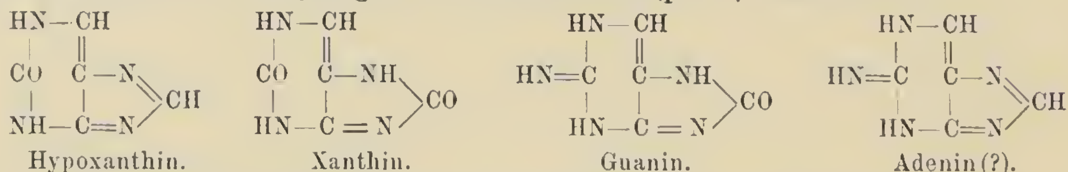
Andere Oxydationsmittel zerlegen es in Kohlensäure, Parabansäure (p. 27) und Guanidin (p. 25).



$$C_5H_5N_5O + H_2O + 3\,O = CO_2 + C_3H_2N_2O_3 + CH_5N_3$$

Guanin. Parabansäure. Guanidin.

Wahrscheinlich ist die Konstitution des Hypoxanthins, Xanthins und Guanins folgende, welche sich derjenigen der Harnsäure (p. 31) anschliesst:



Hypoxanthin. Xanthin. Guanin. Adenin(?).

Die Basen Xanthin, Sarkin, Adenin und Guanin werden, da sie sich aus den Nukleinen (s. unten) abspalten lassen, auch als Nukleinbasen bezeichnet. Als Nukleinsäuren bezeichnet man phosphorsäurehaltige Verbindungen der Nukleinbasen mit einem noch nicht näher erforschten Komplex, welche in den Nukleinen enthalten sind.

34) *Thymin* $C_5H_6N_2O_2$, Spaltungsprodukt gewisser Nukleinsubstanzen (KOSSEL).

35) *Protamin* $C_{16}H_{28}N_9O_2$ (MIESCHER), *Salmin* $C_{16}H_{31}N_9O_3$ (KOSSEL) und andere ähnliche Körper, aus Fischsamen dargestellt, noch wenig untersucht.

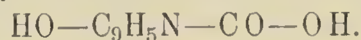
Protamin liefert bei der Spaltung Lysin und Arginin (p. 29) und giebt die Biuretreaktion wie Eiweiss (p. 35).

36) *Inosinsäure* $C_{10}H_{14}N_4O_{11}$, Bestandtheil der Muskeln.

37) *Fleischsäure* $C_{10}H_{15}N_3O_5$ (SIEGFRIED), Bestandtheil der Muskeln, anscheinend identisch mit Antipepton (s. unten).

38) *Kynurensäure* $C_{10}H_7NO_3$, Bestandtheil des Hundeharns.

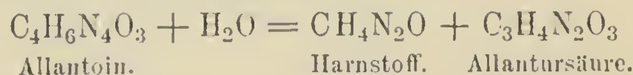
Die Kynurensäure entwickelt beim Erhitzen CO_2, und hinterlässt Kynurin C_9H_7NO, welches auch aus Cinchonin und Cinchonidin erhalten werden kann. Letzteres lässt sich zu Chinolin C_9H_7N (p. 26) reduziren (KRETSCHY). Wahrscheinlich ist demnach die Kynurensäure eine Oxy-Chinolin-Karbonsäure:



$$HO—C_9H_5N—CO—OH.$$

39) *Allantoin* $C_4H_6N_4O_3$, Bestandtheil des foetalen und Säuglingsharns (neuerdings auch in Pflanzen gefunden, SCHULZE & BARBIERI).

In kaltem Wasser schwer, in kochendem leicht löslich. Man erhält es durch Oxydation der Harnsäure (s. oben p. 31). Hydrolytische Behandlung spaltet das Allantoin in Harnstoff und Allantursäure:



$$C_4H_6N_4O_3 + H_2O = CH_4N_2O + C_3H_4N_2O_3$$

Allantoin. Harnstoff. Allantursäure.

40) *Farbstoffe.* Diese Substanzen, von denen sich die am besten bekannten in ihrem Verhalten den Ammoniakderivaten anschliessen,

sind meist krystallisirbar und stammen wahrscheinlich grossentheils von dem eisenhaltigen Hämatin ab, obgleich die meisten eisenfrei sind.

a. *Bilirubin*, auch Biliphaein oder Cholepyrrhin genannt, vielleicht mit Haematoidin identisch (s. unter Galle), $C_{16}H_{18}N_2O_3$, der orangeroth krystallisirende Farbstoff der Galle, unlöslich in Wasser, löslich in Chloroform, ferner in Alkalien, mit denen er wie eine einbasische Säure Verbindungen bildet. Durch Oxydation geht er in Biliverdin, bei stärkerer in Bilicyanin und Choletelin über.

In Berührung mit Salpetersäure, die etwas salpetrige Säure enthält, zeigt die Lösung des Bilirubin in Folge der erwähnten Oxydationen an der Grenze eine regenbogenartige Farbenschichtung, die zur Erkennung kleinster Mengen dienen kann (Gmelin'sche Probe).

b. *Biliverdin* $C_{16}H_{18}N_2O_4$, der grüne Farbstoff mancher Gallen, entsteht auch durch Oxydation des Bilirubins an der Luft und durch andere Oxydationsmittel.

c. *Bilifuscin* $C_{16}H_{20}N_2O_4$? und

d. *Biliprasin* $C_{16}H_{22}N_2O_6$ (= Bilifuscin + H_2O + O) sind in Gallensteinen in geringer Menge gefunden worden.

e. *Bilicyanin* (Heynsius & Campbell), blau, entsteht bei kräftiger Oxydation aller vorgenannten Farbstoffe, u. A. auch bei der Gmelin'schen Probe, hat in saurer Lösung einen Absorptionsstreifen bei F, und kommt in Gallensteinen vor.

f. *Choletelin* (Maly), letztes, braun gefärbtes Oxydationsprodukt aller Gallenfarbstoffe ($C_{16}H_{18}N_2O_6$?).

g. *Urobilin* (Jaffe) findet sich zuweilen im Harn, in der Galle und im Darminhalt, besitzt einen breiten Absorptionsstreifen im Grün (bei F), und zeigt in alkalischer Lösung mit Chlorzink starke Fluorescenz. Nach Einigen ist das Urobilin identisch mit *Hydrobilirubin* $C_{32}H_{40}N_4O_7$ (Maly), welches aus Bilirubin durch Reduktion in alkalischer Lösung darstellbar ist, und mit *Sterkobilin* (Vanlair & Masius), einem Bestandtheil des Kothes. Aus Blutfarbstoff soll es durch Reduktionsmittel darstellbar sein (Hoppe-Seyler).

h. *Indigofarbstoffe. Indigblau* ($C_{16}H_{10}N_2O_2$) findet sich zuweilen im Harn, wahrscheinlich aber nur als Zersetzungsprodukt einer farblosen, ziemlich regelmässig im Harn vorkommenden Indolverbindung, des *Indikans*. Das letztere ist eine gepaarte Schwefelsäure, und nicht identisch mit dem pflanzlichen Indikan, welches ein Glukosid ist; Näheres s. unter Harn.

i. *Harnfarbstoffe*. Ausser den beiden zuletzt genannten Körpern sind im Harn verschiedene, theils eisenhaltige, theils eisenfreie, nicht krystallinische Farbstoffe gefunden worden (Urohämatin, Uroroseïn, Urrhodin, Uroerythrin), deren Zusammensetzung unbekannt ist.

k. *Hämatin*, ein eisenhaltiges Zersetzungsprodukt des natürlichen

Blutfarbstoffs, in welchem es mit Eiweiss verbunden ist, sowie einige verwandte Substanzen, werden beim Blute besprochen.

l. *Melanin*, schwarze und braune, zum Theil eisenhaltige, wenig bekannte Farbstoffe der Lungen, Bronchialdrüsen, des Rete Malpighii, der Haare, der Chorioidea (eisenfrei, E. Hirschfeld) u. s. w.

m. *Farbstoffe der Netzhaut*, s. Kap. XII.

8. Komplizirtere Körper von unbekannter Konstitution.

Wie aus dem p. 14 f. Gesagten hervorgeht, sind die bisher genannten Körper als natürliche oder künstliche Zersetzungsprodukte anderer viel komplizirterer zu betrachten, in welchen also die Elemente der bisher genannten, z. B. die Gruppen OH, CH_3, NH_2, C_6H_5 in den mannigfaltigsten und verwickeltsten Kombinationen vorkommen. Von diesen Substanzen sind nur wenige rein darzustellen, bei den übrigen misslingt dies, weil sie zu unbeständig oder weil sie nicht krystallisirbar sind; man kennt daher von den meisten nicht einmal die Gewichts-Zusammensetzung genau, geschweige denn die Konstitution.

Die Zerlegung dieser Verbindungen in einfachere gelingt fast stets leicht durch die p. 22 genannten hydrolytischen Einflüsse. Man kann sie daher sämmtlich oder doch grösstentheils als Anhydride oder ätherartige Verbindungen einfacherer Substanzen betrachten. Indessen sind für viele dieser höheren Verbindungen die hydrolytischen Spaltungsprodukte noch nicht genügend bekannt, um eine vollständige Uebersicht über den Bau der Verbindung zu gewähren. Ausserdem sind, selbst wenn man die ersteren genau kennen würde, noch immer viele schwer zu entscheidende Möglichkeiten des Baues vorhanden. Schon bei den Zuckeranhydriden z. B. sind, wenn die Stärke auch nur aus einem Zuckermolekül mit Austritt von $1 H_2O$ bestände ($C_6H_{10}O_5$), die verschiedensten Möglichkeiten für den Ort des H_2O-Austritts vorhanden; die Zahl derselben wächst aber ungemein, wenn die Stärke aus zwei Zuckermolekülen mit Austritt von $2 H_2O$ bestände $(C_6H_{10}O_4)_2O_2 = C_{12}H_{20}O_{10}$. So erklärt es sich, dass bei diesen komplizirten Körpern so zahlreiche isomere und polymere Verbindungen von nahe übereinstimmenden Eigenschaften vorhanden sind, deren genaue Konstitution unbekannt ist. Mit der Zusammenlagerung von immer zahlreicheren Atomkomplexen wächst auch die Komplizirtheit der Gewichtsproportionen so, dass sie sich aus den Elementaranalysen nicht deutlich genug ergeben, um Formeln aufstellen zu können. Die Formeln der hier folgenden Substanzen sind deshalb unbekannt.

1. Eiweisskörper (Proteinkörper).

Diese sehr mannigfaltigen Stoffe finden sich fast in sämmtlichen Geweben und Flüssigkeiten des Körpers, stets im Verein mit Salzen, in Wasser gelöst oder vielmehr gequollen; diese Lösungen drehen die Polarisationsebene nach links (für Albumin ist $\alpha D = -57$). Sie sind meist nicht krystallisirbar, daher nicht sicher zu reinigen und äusserst schwer von unorganischen Beimengungen, mit denen sie zum Theil

chemische Verbindungen eingehen, zu befreien. Ihre Lösungen werden durch viele Metallsalze und durch Alkohol gefällt. Durch Hitze, Mineralsäuren und durch anhaltende Einwirkung des Alkohols werden sie in eine unlösliche Modifikation übergeführt (koagulirt).

Da bei hydrolytischer Behandlung und bei Verdauung der koagulirten Modifikation zuerst die lösliche Modifikation und dann Pepton (s. unten) entsteht, so scheint die koagulirte Modifikation ein Anhydrid der löslichen zu sein.

Auch krystallisirte Eiweisskörper sind zuweilen aus thierischem Material gewonnen worden, z. B. Eieralbumin (Fr. Hofmeister); jedoch sind die im Dotter vorkommenden eiweisshaltigen Krystalle (Dotterplättchen) möglicherweise zusammengesetztere Eiweissverbindungen. Dagegen kommen in Pflanzen, besondern in Samen, vielfach krystallisirte Eiweissstoffe vor, die sich aus ihren Lösungen wieder krystallinisch abscheiden lassen.

Mit Säuren und mit Alkalien bilden die Eiweisskörper Verbindungen, von denen die ersteren (Säure-Albuminate, Acidalbumin, Syntonin) durch Alkalien, die letzteren (Alkali-Albuminate) durch Säuren gefällt werden. Auch mit Schwermetallen (Platin, Kupfer etc.) werden Verbindungen gebildet.

Tiefer eingreifende zersetzende Agentien und Oxydationsmittel liefern aus den Eiweisskörpern namentlich Amidosäuren, besonders Leucin (10—18 pCt.), Tyrosin ($^1/_4$—2 pCt.), Asparaginsäure, Glutaminsäure, Lysin und Arginin (p. 29), ferner Guanidin (von Einigen mit Harnstoff verwechselt), flüchtige Fettsäuren, Benzoësäure, Blausäure, Aldehyde der Fettsäuren und der Benzoësäure, Indol, Pyridin (R. Cohn, Schema s. p. 26) u. s. w., angeblich auch Harnstoff; endlich nach neueren Angaben Zuckerarten. Im feuchten Zustande fallen sie, wenn gewisse mikroskopische Organismen Zutritt finden, der Fäulniss anheim, d. h. einer durch letztere bewirkten tiefen Zersetzung, bei welcher ein spezifischer übler Geruch auftritt. Ueber die Produkte s. Kap. IV bei der Darmverdauung.

Nach neueren Untersuchungen (R. Cohn) geht die Menge des Leucins bis fast 50 pCt., die des Tyrosins bis 5 pCt., die der Glutaminsäure bis 30 pCt. — Salpetersäure färbt die Eiweisskörper (ebenso Peptone, s. unten) gelb („Xanthoproteinsäure“), und Alkalizusatz verwandelt die Farbe in Orange. Konzentrirte Salzsäure färbt blau. Mit Zucker und konzentrirter Schwefelsäure entsteht eine rothe, später violette Färbung (Adamkiewicz). In Eisessig gelöste Eiweisskörper werden durch Schwefelsäure violet. — Salpetersaures Quecksilberoxyd färbt bei Anwesenheit von wenig salpetriger Säure die Eiweisskörper bei 60° roth (Millon's Reagens). Diese Reaktion, welche mit der des Tyrosins übereinstimmt, beruht möglicherweise auf einer intermediären Bildung von Tyrosin. — Mit Kali und wenig Kupfersulphat entsteht eine rothe Färbung (Biuretreaktion).

Die Herkunft der Eiweisskörper ist nicht sicher bekannt; aber es

ist sehr wahrscheinlich, dass sie im thierischen Organismus aus Peptonen, vielleicht sogar aus noch einfacheren Spaltungsprodukten derselben, welche durch die Verdauung aus genossenen Eiweisskörpern entstehen, synthetisch regenerirt werden können. Diese Ingredientien stammen in letzter Instanz aus den Pflanzen, den eigentlichen Eiweisserzeugern. Ebensowenig sicher ist ihr weiteres Schicksal im Organismus festgestellt. Es scheint, als ob die sogenannten Albuminoide (s. unten) ihre nächsten Abkömmlinge sind. Bei tieferer Zersetzung im Organismus geht der Stickstoff wahrscheinlich in Amidverbindungen über, deren am meisten oxydirte, z. B. Harnstoff, ausgeschieden werden. Ausserdem aber ist es der Zusammensetzung nach sehr leicht möglich, dass Fette, Glykogen, Zuckerarten aus den Eiweisskörpern hervorgehen, wofür auch wichtige physiologische Thatsachen sprechen. Umgekehrt scheinen auch synthetische Prozesse höherer Ordnung im Organismus vorzukommen, bei welchen Eiweisskörper komplizirtere Verbindungen bilden (s. unten).

Die verschiedenen thierischen Eiweisskörper haben ziemlich ähnliche prozentische Zusammensetzung: C 52,7—54,5, H 6,9—7,03, N 15,4—16,5, S 0,8—1,6, O 10,9—23,5 pCt. Sie unterscheiden sich von einander ausserdem hauptsächlich durch die Bedingungen der Fällung und Koagulation. Die wichtigsten sind:

a) *Albumin*, in Blutserum, Eiern (etwas verschieden), und den meisten Gewebssäften. Gerinnt bei 60—70° in neutraler oder schwach saurer Lösung. Durch anhaltende Diffusion verliert das Albumin nahezu seinen ganzen Salzgehalt und seine Koagulirbarkeit durch Hitze.

Nach neueren Untersuchungen (Kühne & Chittenden) besteht das Albumin aus zwei Körpern: dem Antialbumid und Hemialbumin, welche sich bei der Verdauung verschieden verhalten (Kap. IV.).

b) *Globulin*, Bestandtheil des Blutes und vieler Gewebe, durch alle Säuren, selbst Kohlensäure, fällbar, und durch Sauerstoffzuleitung wieder lösbar (wahrscheinlich ein Alkalialbuminat). Es existiren verschiedene Modifikationen dieses Körpers, die man zum Theil als „Paraglobulin" bezeichnet (s. unter Blutplasma).

Hoppe-Seyler bezeichnet als Globuline die in Wasser unlöslichen, aber in Salzlösungen löslichen Eiweissstoffe, ohne Rücksicht auf ihr Verhalten zu Kohlensäure.

c) *Fibrin*, das faserige Gerinnsel im geronnenen Blute; eine Fällung, deren Komponenten und Bedingungen beim Blute angegeben werden. Durch Erhitzen nimmt es die Eigenschaften koagulirter Eiweisskörper an, und verliert seine katalysirende Eigenschaft (p. 16).

d) *Myosin*, das Gerinnsel der spontan erstarrten Muskeln. So-

wohl Fibrin als Myosin sind in verdünnten Salzlösungen löslich, durch weiteren Salzzusatz fällbar, und gehen durch verdünnte Säuren leicht in Säurealbuminat über. Myosinlösungen gerinnen bei 55°.

Das *Syntonin* der Muskeln ist nur ein durch die im Muskel auftretende oder zur Extraktion verwendete Säure entstandenes Säurealbuminat.

e) *Vitellin*, ein Eiweisskörper des Eidotters, bei 70—80° koagulirend, dem Myosin sehr ähnlich, aber durch Salzzusatz nicht fällbar.

2. Albumosen und Peptone.

Bei der Verdauung entstehen aus den Eiweisskörpern durch hydrolytische Spaltung eine Reihe von Substanzen, welche durch Hitze und Säuren nicht koagulirbar, und löslicher als die Eiweisskörper, theilweise auch der Diffusion fähig sind. Die zuerst entstehenden Substanzen werden Albumosen, die zuletzt entstehenden, löslichsten, Peptone genannt. Näheres s. in Kap. IV.

3. Albuminoide.

Diese Körper, welche in vielen Geweben als wesentliche Bestandtheile vorkommen und den Eiweisskörpern in der Zusammensetzung nahestehen (jedoch sind einige schwefelfrei), werden meist als nächste Abkömmlinge der Eiweisskörper betrachtet; ob sie durch Oxydation oder umgekehrt durch Synthese oder durch andere Vorgänge aus ihnen hervorgehen, ist unbekannt. Sie sind unter einander viel verschiedener als die Eiweisskörper und haben ausser ihrer Unkrystallisirbarkeit und Unfähigkeit ächte Lösungen zu bilden (Kolloidsubstanzen) kein gemeinsames Kennzeichen. Bei hydrolytischer Behandlung liefern sie dieselben Produkte wie die Eiweisskörper, namentlich tritt Leucin in grossen Mengen, bei manchen auch Tyrosin auf. Die wichtigsten sind (das früher hierher gerechnete Mucin ist als Glukosid weiter unten angeführt):

a) *Glutin, Leim* (C 50,4, H 6,8, N 18,3, S + O 24,5 pCt.) erhält man aus den meisten Bindesubstanzen (Knochen, Faserknorpel, Sehnen, Häute) durch Kochen mit Wasser. Der Leim quillt in kaltem Wasser gallertig auf, beim Erwärmen entsteht eine Lösung, die beim Erkalten wieder gelatinirt. Bei anhaltendem Kochen wird er zu ungelatinirbarem Leimpepton gespalten, welches auch bei der Verdauung entsteht. Liefert bei hydrolytischer Behandlung Leucin, Glykokoll und Ammoniak, kein Tyrosin.

b) *Collagen* wird die leimgebende Substanz der Bindegewebe genannt, wahrscheinlich ein Anhydrid des Glutins.

c) *Sericin, Seidenleim* ($C_{15}H_{25}N_5O_8$?), Bestandtheil der Seide.

d) *Keratin, Hornstoff* (C 50,3—52,5, H 6,4—7,0, N 16,2—17,7, S 0,7—5,0, O 20,7—25,0 pCt.), der Rückstand der sogenannten Horngewebe nach Extraktion mit Aether, Alkohol, Wasser und Säuren. Eine nur in heissen Alkalien lösliche, in kalten quellende Substanz. Liefert über 20 pCt. Leucin, ca. 5 pCt. Tyrosin.

e) *Neurokeratin*, eine keratinartige Substanz im Nervengewebe.

f) *Elastin* (C 55,5, H 7,4, N 16,7, O 20,5 pCt.), der Rückstand des Bindegewebes nach Extraktion alles Löslichen, die Substanz der elastischen Einlagerungen. Unlöslich in allen nicht zersetzend wirkenden Agentien. Liefert sehr viel Leucin (36—45 pC.), wenig Tyrosin ($^1/_8$ pCt.), auch Glykokoll und Ammoniak.

g) *Fibroin* (C 48,6, H 6,5, N 17,3, O 27,6 pCt.), der Hauptbestandtheil der Seide, löslich in konzentrirten Säuren und Alkalien.

h) *Amyloidsubstanz* (C 53,6, H 7,0, N 15,0, S etwa 1,3, O 24,4 pCt.) nur pathologisch in entarteten Organen vorkommend, unlöslich in Wasser, Magensaft etc., durch Alkalien und Säuren nicht in Albuminate übergehend. Giebt mit Jod eine rothe, mit Jod und Schwefelsäure eine blaue Färbung.

i) *Hydrolytische Fermente*, Körper, welche durch eine noch unverständliche Einwirkung in gewissen anderen Körpern eine Spaltung unter Wasseraufnahme bewirken, ohne selbst dabei nachweisbar verbraucht zu werden. Temperatur, Salzgehalt der Flüssigkeit etc. sind für ihre Wirksamkeit massgebend. Manche Fermente bestehen aus kleinen Organismen, mit deren Stoffwechsel die Spaltung innig verknüpft ist; die Wirksamkeit dieser Fermente wird durch vorübergehende Erhitzung und durch gewisse antiseptische Mittel (welche für jene Organismen giftig sind) gehemmt. Im normalen Organismus scheinen fast nur ungeformte Fermente (Enzyme) vorzukommen. Dieselben können in trockenem Zustande weit über 100° erhitzt werden, ohne ihre Wirksamkeit zu verlieren. Man rechnete sie früher zu den Eiweisskörpern, indessen zeigen die am besten bekannten thierischen Fermente nicht deren Eigenschaften, sondern scheinen den Eiweisskörpern nur sehr leicht mechanisch anzuhängen.

Zur Reindarstellung mancher Fermente kann man die Eigenschaft derselben benutzen, aus ihren wässerigen Lösungen durch voluminöse Niederschläge (Zusatz von Cholesterinlösungen, Kollodium u. dgl.) mit niedergerissen zu werden.

Der Organismus enthält folgende hydrolytische Fermente:

α. Zuckerbildende oder *diastatische Fermente* (welche Stärke, Glykogen u. s. w. unter H_2O-Aufnahme in Zucker spalten) im Speichel, Pankreassaft, in der Leber und in vielen anderen Organen.

β. *Fettzerlegende Fermente* (welche neutrale Fette unter H_2O-Aufnahme in Glycerin und Fettsäure spalten), im Pankreassaft.

γ. *Eiweisskörper spaltende Fermente* (welche koagulirte und gelöste Eiweisskörper zunächst in Peptone, diese zum Theil weiter in Leucin, Tyrosin etc. spalten), im Magensaft (Pepsin), Pankreassaft (Trypsin) und vielleicht im Darmsaft.

k) *Eiweisskörper koagulirende Fermente.* Von solchen sind bisher bekannt:

α. das *Fibrinferment.* Näheres s. in Kap. I.

β. die *Labfermente.* Näheres s. in Kap. III. unter Milch und in Kap. IV. bei der Magen- und Darmverdauung.

4. Verbindungen von Eiweisskörpern mit anderen Substanzen.

Ausser den schon p. 35 erwähnten Säure-, Alkali- und Metallverbindungen der Eiweisskörper gehören hierher:

1) *Hämoglobin,* der rothe Farbstoff der Blutkörperchen, auch im Serum und in den Muskeln spurweise enthalten, eine krystallisirbare Verbindung von Eiweiss und Hämatin (p. 33), deren Eigenschaften beim Blute besprochen werden.

2) *Vitellinverbindungen* des Eidotters, welche anscheinend neben Vitellin Lecithin enthalten; möglicherweise die Dotterkrystalle bildend (s. oben p. 35).

3) *Ichthin,* ein ähnlich konstituirter Körper der Fischeier. (Aehnliche Körper sind Ichthidin, Emydin.)

4) *Nukleine* und *Nukleoalbumine,* eine Gruppe noch wenig untersuchter, schwefel- und phosphorhaltiger Körper in den Kernen von Blut- und Eiterkörperchen, in den Samenkörperchen etc., in den meisten Agentien unlöslich. Sie geben bei der Zersetzung Eiweissstoffe, Nukleinsäuren, resp. Nukleinbasen (p. 32), anscheinend auch Zuckerarten. In den Nukleoalbuminen herrscht der Eiweissbestandtheil so bedeutend vor, dass die Eigenschaften eiweissartig sind. Unter ihnen befindet sich das früher zu den Eiweisskörpern gerechnete

Kasein der Milch, eine neutrale Kalkverbindung eines Nukleoalbumins, welche nicht durch Hitze, wohl aber durch jede Säure und durch Labferment gefällt wird.

5) *Jekorin,* ein noch wenig bekannter S- und P-haltiger Stoff der Leber (Drechsel), auch in Milz, Muskeln, Gehirn neben Lecithin vorkommend (Baldi).

6) *Phosphorfleischsäure* (?), eine in den Muskeln vorkommende P-haltige Säure, welche Fleischsäure (Antipepton, vgl. p. 32) und ein Kohlehydrat liefert.

Andere Körper, welche als Verbindungen der Eiweisskörper zu

betrachten sind, sind bisher noch nicht rein dargestellt. Höchstwahrscheinlich kommt ein solcher in den Muskeln vor, dessen Zersetzungsprodukt das Myosin ist (Kap. VII.).

5. Stickstoffhaltige Glukoside*).

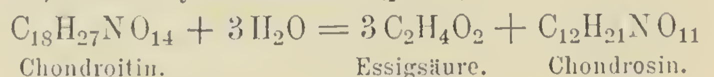
1) *Cerebrin*, nach PARCUS ein Gemenge von drei verschiedenen Körpern, Bestandtheil der Nervensubstanz, leichtes weisses Pulver, in kaltem Wasser unlöslich, in heissem kleisterartig aufquellend, in heissem Alkohol löslich. Wird durch Baryt nicht gespalten, durch Kochen mit Säuren liefert es einen linksdrehenden, nicht gährungsfähigen Zucker, die übrigen Spaltungsprodukte sind unbekannt.

Neben dem Cerebrin, dessen Formel zu $C_{70}H_{140}N_2O_{13}$ angegeben wird, ist auch ein Homocerebrin oder Kerasin (THUDICHUM) dargestellt ($C_{70}H_{138}N_2O_{12}$, KOSSEL).

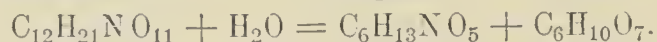
2) *Protagon* (LIEBREICH), ein im Nervenmark enthaltenes phosphorhaltiges Glukosid, von ähnlicher Beschaffenheit wie das Cerebrin, beim Kochen mit Baryt die Zersetzungsprodukte des Lecithins liefernd (p. 25). Von einigen wird es als Gemenge von Cerebrin und Lecithin betrachtet.

3) *Chondrin* (C 47,8, H 6,8, N 13,9, S 0,6, O 31,0 pCt.) wird durch anhaltendes Kochen mit Wasser aus hyalinem Knorpel, Hornhautsubstanz, der Haut der Holothurien etc. gewonnen; in seinem äusseren Verhalten ist es dem Leim sehr ähnlich. Es liefert bei hydrolytischer Behandlung Leucin und Traubenzucker, nach Anderen thierisches Gummi; kein Glykokoll (vgl. Glutin, p. 37).

Nach neueren Angaben ist das sog. Chondrin ein Gemenge von Leim mit Chondroitinschwefelsäure (SCHMIEDEBERG), eine gepaarte Schwefelsäure, deren Paarling Chondroitin sich spalten lässt in Essigsäure, Chondrosin, dieses weiter in Glykosamin (p. 29) und Glykuronsäure (p. 22):



$$\underset{\text{Chondroitin.}}{C_{18}H_{27}NO_{14}} + 3H_2O = \underset{\text{Essigsäure.}}{3C_2H_4O_2} + \underset{\text{Chondrosin.}}{C_{12}H_{21}NO_{11}}$$



$$\underset{\text{Chondrosin.}}{C_{12}H_{21}NO_{11}} + H_2O = \underset{\text{Glykosamin.}}{C_6H_{13}NO_5} + \underset{\text{Glykuronsäure.}}{C_6H_{10}O_7}.$$

4) *Chondrigen*, die chondringebende Substanz der eben genannten Gewebe, wahrscheinlich ein Anhydrid des Chondrins.

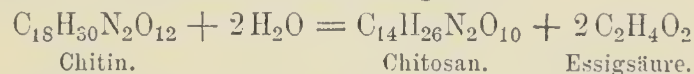
5) *Mucin* (Schleimstoff), ein schwefelfreier Bestandtheil der schleimigen Sekrete und des Bindegewebes, namentlich des foetalen (WHARTON'sche Sulze); bildet mit Wasser zähe Quellungen, welche durch wenig Essigsäure und durch Alkohol gefällt werden. Liefert bei der Spaltung Leucin, sehr viel Tyrosin (7 pCt.) und ein nicht näher bekanntes Kohlehydrat, vielleicht thierisches Gummi.

---

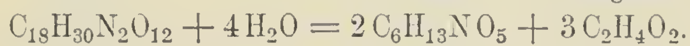
*) Dieser Gruppe sind, wenn die neueren Angaben richtig sind, auch die Eiweisskörper und Nukleine zuzurechnen.

6) *Paralbumin*, nur pathologisch, in Eierstockscysten, vorkommend, bildet zähe Lösungen, die durch Alkohol oder durch schwache Säuren bei Gegenwart von viel Wasser gefällt werden; der Niederschlag ist in Wasser wieder zäh löslich. Giebt beim Kochen mit Säuren Zucker.

7) *Chitin* $C_{18}H_{30}N_2O_{12}$, Hauptbestandtheil des äusseren Gerüstes der Artikulaten, welcher mit Säuren sich in Chitosan ($C_{14}H_{26}N_2O_{10}$) und Essigsäure spaltet. Das Chitosan zerfällt in Glykosamin und Essigsäure.



$$\underset{\text{Chitin.}}{C_{18}H_{30}N_2O_{12}} + 2\,H_2O = \underset{\text{Chitosan.}}{C_{14}H_{26}N_2O_{10}} + \underset{\text{Essigsäure.}}{2\,C_2H_4O_2}$$



$$\underset{\text{Chitin.}}{C_{18}H_{30}N_2O_{12}} + 4\,H_2O = \underset{\text{Glykosamin.}}{2\,C_6H_{13}NO_5} + \underset{\text{Essigsäure.}}{3\,C_2H_4O_2}.$$

8) *Hyalin*, N haltiges Glukosid der Echinokokkus-Blasen.

Bei fast allen diesen Körpern ist es zweifelhaft, ob die durch Spaltung erhaltenen reduzirenden Substanzen wahre Zucker sind.

Erstes Kapitel.

Das Blut und seine Bewegung.

A. Das Blut.

1. Allgemeine Uebersicht der Blutbestandtheile.

Beim Einschneiden in den Körper eines lebenden Wirbelthieres fliesst stets (es sei denn, dass nur ein sog. Horngebilde angeschnitten ist) eine rothe, alkalisch reagirende Flüssigkeit aus, das Blut, — bald in starkem, selbst beträchtlich ansteigenden Strahle, bald in mässigerem, nur der Schwere folgenden Strome, bald endlich nur in schwachem Rieseln und Sickern. Nähere Untersuchung lehrt, dass die Art des Ausfliessens weniger von der Grösse der Wunde, als von der Art der angeschnittenen Blutgefässe abhängt; aufsteigenden, zugleich hellrothen Strahl liefern nur Arterien, starken passiven, zugleich dunkelrothen Strom die grösseren Venen, schwaches Rieseln die kleinen Venen und die Kapillaren. Das spezifische Gewicht des menschlichen Blutes ist 1,05—1,06.

Die alkalische Reaktion des Blutes ist am leichtesten am Serum (s. unten) festzustellen: beim Gesammtblut muss man nach dem Eintauchen den Lakmusstreifen durch schnelles Abspülen mit Wasser von den rothen Körperchen befreien; am besten gelingt dies, wenn der Streifen vorher mit starker Kochsalzlösung befeuchtet war. Der Alkaligehalt des Blutes entspricht dem einer Sodalösung von 0,2—0,4 pCt. (Zuntz). — Das spezifische Gewicht ist beim Neugeborenen am grössten (1,066), sinkt in den ersten Lebensjahren und steigt dann wieder; beim Manne ist es höher als bei der Frau (L. Jones).

Das Blut verliert kurze Zeit nach dem Ausfliessen seine flüssige Beschaffenheit, es gerinnt. Die geronnene rothe weiche Masse (Kruor genannt) zieht sich dann langsam allseitig etwas zusammen, und bildet nunmehr einen festeren verjüngten Abguss des Gefässes, in welchem die Gerinnung stattgefunden hat, den Blutkuchen; während dieser

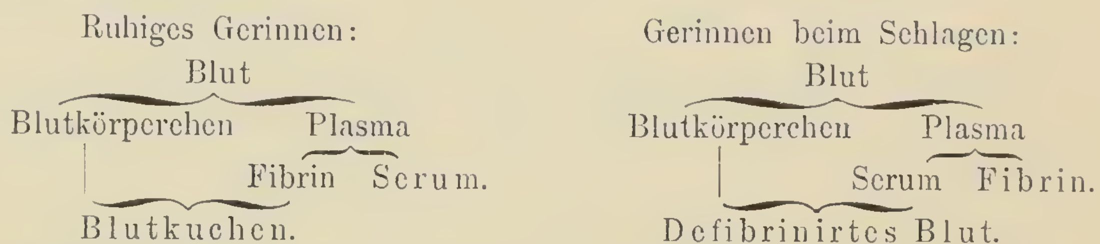
Zusammenziehung sondert sich aus der Masse eine gelbe Flüssigkeit aus, welche den Blutkuchen umgiebt, das Blutwasser oder Blutserum.

Wird dagegen das Blut gleich nach seiner Entleerung, vor der Gerinnung, mit einem Stabe oder dgl. geschlagen, so setzt sich eine feste Masse an den Stab an, welche beim Auswaschen als ein weisser Faserfilz erscheint, der Faserstoff oder das Fibrin. Die rothe Flüssigkeit gerinnt nun nicht, und führt den Namen geschlagenes oder defibrinirtes Blut.

Die mikroskopische Untersuchung des ungeronnenen Blutes zeigt, dass das Blut aus zahllosen, kleinen, stark gefärbten Körperchen besteht, den Blutkörperchen, welche in einer wenig gefärbten Flüssigkeit, der Blutflüssigkeit oder dem Blutplasma, suspendirt sind. Die Blutkörperchen erscheinen in dickerer Schicht roth und heissen daher rothe Blutkörperchen, in dünner Schicht, oder einzeln, grüngelblich; sie sind offenbar die Ursache der rothen Blutfarbe. Das defibrinirte Blut zeigt denselben mikroskopischen Anblick wie das natürliche; der Blutkuchen dagegen zeigt die Blutkörperchen in eine farblose, fasrige oder häutige Masse eingehüllt, welche mit dem Faserstoff identisch ist. Hieraus folgt unmittelbar, dass der Faserstoff die Ursache der Blutgerinnung ist; bei ruhigem Gerinnen des Blutes ist die Ausscheidung des Faserstoffs gleichmässig in der ganzen Blutmasse vertheilt und bei der Zusammenziehung des Gerinnsels nimmt dasselbe die suspendirten Körperchen mit (wie das Klärungsgerinnsel der Zuckerraffinerien die suspendirten Staubtheilchen), und bildet mit ihnen den Blutkuchen. Beim Schlagen dagegen sammelt sich das Gerinnsel für sich an dem schlagenden Stabe, und die Blutkörperchen bleiben in der Flüssigkeit suspendirt.

Zur völligen Aufklärung der Gerinnung ist noch zu entscheiden, ob der Faserstoff aus dem Plasma oder aus den Blutkörperchen stammt. Hierzu ist eine Trennung beider letzteren vor der Gerinnung erforderlich. Durch Filtration gelingt dieselbe nur bei sehr grossen Blutkörperchen, z. B. beim Froschblut, wenn man das Blut mit einer 2procentigen Zuckerlösung verdünnt (Joh. Müller); das farblose Filtrat scheidet Fibrin ab, welches also nur aus dem Plasma stammen kann. Besser wird das Gleiche bewiesen durch die Gerinnung solchen Blutes, in welchem sich die Blutkörperchen vor der Gerinnung durch ihre Schwere etwas gesenkt haben; dies geschieht normal beim Pferdeblut, und kann künstlich durch Abkühlung des Blutes, welche die Gerinnung

verzögert, herbeigeführt, oder durch Centrifugiren befördert werden. Die oberste, körperchenfreie Plasmaschicht liefert dann ebenfalls eine Schicht des Blutkuchens, welche natürlich nicht roth ist, sondern gelblich, und nur aus Faserstoff besteht. Diese Speckschicht oder „Speckhaut“ beweist, dass das Plasma für sich Fibrin liefert. Folglich ist die nach der Gerinnung auftretende gelbe Flüssigkeit, das Serum, nicht identisch mit dem Plasma, sondern Plasma minus Fibrin, und die ganze Scheidung bei der Gerinnung lässt sich durch folgende Schemata darstellen:



Weiteres über die Umstände, das Wesen und die Ursache der Blutgerinnung s. unter Plasma.

2. Die rothen Blutkörperchen.

Die rothen Blutkörperchen des Menschen sind runde, in der Mitte verdünnte (biconcave) Scheiben; ihr grösster Durchmesser beträgt durchschnittlich $^1/_{126}$ mm. Sie sind sehr weich, biegsam und elastisch; weder eine Membran noch ein Kern ist an ihnen nachzuweisen, so dass man sie nicht als Zellen bezeichnen kann. Im entleerten Blute des Menschen haben sie die Neigung, sich zu geldrollenartigen Säulchen zu vereinigen. Im stehenden Blute senken sie sich sehr allmählich zu Boden, weil sie etwas schwerer sind als das Plasma; die Gerinnung unterbricht diese Senkung, im defibrinirten Blute vollzieht sie sich etwas vollständiger. Durch die Centrifuge wird die Senkung beschleunigt.

Die Blutkörperchen der Säugethiere sind mit Ausnahme der elliptischen des Kameels ähnlich den menschlichen. Die der Vögel, Reptilien, Amphibien und Fische sind elliptisch, bikonvex und haben Kerne, manche auch Kernkörperchen; sie sind ferner grösser als die der Säugethiere, am grössten die der nackten Amphibien (bis zu $^1/_{15}$ mm bei Proteus). In der gleichen Thierklasse haben in der Regel die grösseren Thiere grössere Blutkörperchen; doch giebt es hiervon bemerkenswerthe Ausnahmen; so sind die Blutkörperchen des Menschen viel grösser als die der grössten Wiederkäuer. — Fast alle Wirbellosen, und von den Wirbelthieren der Amphioxus lanceolatus, haben farbloses oder gelbliches Blut, mit farblosen Körperchen von mannigfacher Gestalt, doch besitzen einige auch rothes Blut mit ähnlichen Farbstoffen wie das der Wirbelthiere.

Geschichtliches. Die rothen Blutkörper wurden bald nach Erfindung des Mikroskops entdeckt, zuerst 1658 die grösseren (des Frosches etc.) von Swammerdam.

dann die des Menschen und der Säugethiere 1661 von Malpighi. — Die farblosen Körper sind von Hewson entdeckt worden, ihre Bewegungen 1846 von Wharton Jones am Rochen, 1850 von Davaine am Menschen.

Die Anwesenheit der rothen Blutkörperchen ist nicht allein die Ursache der rothen Farbe, sondern auch der Undurchsichtigkeit des Blutes. Durch eine Anzahl von Mitteln (zuerst am Aether durch v. Wittich beobachtet) lässt sich der rothe Farbstoff von den Blutkörperchen trennen, wobei er sich im Plasma löst und dieses roth färbt; das Blut wird hierdurch in dünnen Schichten durchsichtig („lackfarben", Rollett), gleichzeitig aber dunkler, weil die Reflexion von den hohlspiegelartigen rothen Scheiben wegfällt; umgekehrt wird das Blut heller roth, wenn die Blutkörperchen durch Zusatz von Salzen zusammenschrumpfen und dadurch das reflektirte Licht mehr konzentrirt wird. Die Blutkörperchen schwellen bei der Entfärbung zugleich vom Rande her auf (Hermann) und werden endlich kugelig; der entfärbte, sehr blasse kugelige Rest des Körperchens heisst das Stroma (Rollett).

Die erwähnten Einwirkungen sind: Verdünnen des Blutes mit Wasser (mindestens 4 Th. auf 3 Blut, Kowalewsky), Gefrieren und Wiederaufthauen des Blutes (Rollett), Erhitzung auf 50—60° (M. Schultze), elektrische Entladungsschläge (Rollett), welche jedoch nur durch die Erhitzung wirken (Hermann), Entgasung des Blutes (Kap. II.), Behandlung mit gallensauren Salzen (v. Dusch), Aether (v. Wittich), Chloroform (Böttcher), kleinen Mengen Alkohol (Rollett), Schwefelkohlenstoff (Hermann). Viele dieser Einwirkungen lösen bald nach der Entfärbung auch das Stroma im Plasma auf, zuweilen mit Hinterlassung eines klebrigen Körnchens. Salze ändern die Resistenz der Blutkörperchen gegen die genannten Mittel (Bernstein), in stärkerer Konzentration machen viele Salze das Blut im Gegentheil selbst lackfarben (Kowalewsky).

An den kernhaltigen Blutkörperchen der Amphibien lässt sich durch Borsäure eine rothe, den Kern enthaltende Masse im Zusammenhange aus dem farblos zurückbleibenden Stroma austreiben; man muss also annehmen, dass jene zu Bewegungen fähige Masse (das „Zooid") in die Poren des farblosen Stroma („Oekoid") infiltrirt sei (Brücke).

Die rothen Blutkörperchen sind so zahlreich, dass sie im Blute sich dicht berühren und ein Kubik-Millimeter mehrere Millionen enthält.

Zur Zählung wird das Blut mit dem 100—200fachen einer indifferenten Flüssigkeit verdünnt, und in einer Schicht von $^1/_{10}$ mm Dicke (mittels gestützten Deckglases) unter das Mikroskop gebracht; der Objektträger hat eine feine quadratische Theilung, so dass jedes Quadrat $^1/_{400}$ qmm beträgt. Die mittlere Zahl der in einem Quadrat enthaltenen Blutkörperchen, mit 4000 und mit dem Verdünnungskoëfficienten multiplizirt, ergiebt die Zahl in einem Kub.-mm Blut. Zur Zählung kann man auch eine Kapillarröhre von bekanntem Volumen benutzen. Da die Fehler sich stark multipliziren, sind die ermittelten Werthe unsicher. Durch Her-

stellung von stark vergrösserten, möglichst ähnlichen Modellen der Körperchen lässt sich auch Oberfläche und Rauminhalt eines einzelnen Körperchens, sowie ihrer Summe in einem Blutvolum. abschätzen. Einige Resultate für die fünf Wirbelthierklassen giebt folgende Tabelle nach Welcker:

Thierart:	1 Blutkörperchen hat:				1 Kub.-mm Blut enthält: Blutkörperchen:			1 Kub.-mm Blut enthält: Plasma:
	Länge	Breite	Oberfl.[1]	Volum[2]	Zahl	Oberfl.[3]	Volum[4]	Volum[4]
Mensch	0,0077		128	72	5000000	640	0,36	0.64
Ziege (8 Tage alt)	0,0055		56	20	9720000	545	0.20	0,80
Lama	0,0080	0,0040	64	26	13900000	893	0.37	0,63
Buchfink	0.0124	0,0075	162	88	3600000	592	0,32	0.68
Lacerta agilis . .	0,0159	0,0099	274	201	1420000	387	0,28	0.72
Rana temporaria .	0,0220	0,0156	602	644	404000	243	0,26	0.74
Proteus anguineus	0,0582	0.0337	3444	9200	36000	124	0,33	0,67
Tinca Chrysitis .	0,0128	0,0102	—	—	—	—		—

[1]) In Milliontel Quadrat-mm.
[2]) In Tausendmilliontel Kub.-mm.
[3]) In Quadrat-mm.
[4]) In Kub.-mm.

Die grosse Blutkörperchenoberfläche in einem Kub.-mm Blut ist sehr bemerkenswerth, besonders für die Athmung. Beim Menschen würde (für 6 Liter Blut) die Gesammtoberfläche aller Blutkörperchen 3840 Quadratmeter (über $^1/_3$ Hektare) betragen, d. h. etwa das 2560fache der Körperoberfläche, oder das 24000fache der Blutoberfläche, wenn das Blut in einem kugeligen Gefässe wäre.

Die chemischen Bestandtheile der rothen Blutkörperchen sind folgende:

a. Der Farbstoff.

Der färbende Bestandtheil der rothen Körperchen ist das *Hämoglobin* (syn. Hämatoglobulin, Hämatokrystallin), ein rother, eisenhaltiger Farbstoff, in Wasser wenig löslich, viel leichter in verdünnten Alkalien. Der Farbstoff ist in den farblosen Rest des Blutkörperchens wahrscheinlich nicht einfach mechanisch infiltrirt, sondern an andere Bestandtheile chemisch gebunden. Das Hämoglobin ist eine gefärbte, bei vielen Blutarten krystallisirbare Eiweissverbindung von nur unvollkommen bekannter Zusammensetzung.

Folgende Prozentzahlen geben eine ungefähre Vorstellung derselben:

	Hämoglobin von: Hund.	Pferd.	Huhn.
C	54,57	51.15	52.47
H	7.22	6.76	7.19
N	16.38	17.94	16.45
O	20,93	23.42	22.5
S	0.568	0.3899	0.8586
Fe	0.336	0.3351	0.3353
	(Jaquet.)	(Zinoffski.)	(Jaquet.)

Aus dem Bindungsvermögen für Gase (s. unten) würde sich, wenn man annimmt. dass 1 Molekül Hämoglobin 1 Mol. Gas bindet, das Molekulargewicht 14133 er-

geben, wozu die Formel $C_{636}H_{1025}N_{164}FeS_3O_{189}$ passen würde (Hüfner): jedoch sind die Hämoglobine etwas verschieden zusammengesetzt; einige enthalten z. B. nur 2 S auf 1 Fe, Hühnerhämoglobin 9 S auf 2 Fe.

Krystalle des Hämoglobins, die sog. Blutkrystalle (meist rhombische Prismen oder Tafeln, seltener, z. B. beim Meerschweinchenblut, rhombische Tetraëder), erhält man durch Zerstörung der Blutkörperchen (mit Wasser, Aether, gallensauren Salzen, s. oben), und Eindunstung oder Abkühlung der jetzt durchweg rothgefärbten (lackfarbenen) Flüssigkeit. Leicht krystallisiren Hunde-, Pferde-, Meerschweinchen-, Vögelblut, schwerer Menschen-, Kaninchen-, Schweine- und Schafblut, und anscheinend gar nicht Rindsblut. Ohne Zweifel sind also die Hämoglobine der verschiedenen Thiere einander nahe verwandt, aber, wie auch die Analysen zeigen, nicht identisch. In ihrem Verhalten gegen Gase, gegen das Licht, und ihren Zersetzungsprodukten ist bisher noch kein Unterschied gefunden worden, jedoch ist die Resistenz gegen zersetzende Agentien verschieden (Köbner, Krüger).

Die wichtigste Eigenschaft des Hämoglobins ist sein Verhalten zu Sauerstoff und einigen anderen Gasen. Die Art, wie diese Eigenschaft aufgefunden worden ist, ist aus der Lehre von den Blutgasen (Kap. II.) zu ersehen. Hämoglobinlösungen nehmen relativ grosse Mengen Sauerstoff auf, und zwar fast unabhängig vom Druck. Hieraus folgt, dass nur ein kleiner Theil des Gases wirklich absorbirt (d. h. nach dem Dalton'schen Gesetze dem Partiardruck des Gases proportional aufgenommen) wird (vgl. Kap. II.); dieser kleine Theil fällt unzweifelhaft auf Rechnung des Wassers der Lösung. Der grösste Theil wird also in festem Verhältniss aufgenommen, d. h. chemisch gebunden (L. Meyer). Die Menge beträgt auf 1 g Hämoglobin 1,6 bis 1,8 (nach Hüfner 1,592) ccm O_2, gemessen bei 0^0 und mittlerem Atmosphärendruck (760 mm Hg); dies würde bedeuten, dass auf 1 Atom Fe 1 Molekül O_2 gebunden wird.

Der aufgenommene Sauerstoff lässt sich durch dieselben Mittel wie einfach absorbirte Gase wieder entziehen, d. h. durch das Vakuum, durch Wärme und durch Hindurchleiten fremder Gase (vgl. Kap. II.). Die chemische Verbindung des Sauerstoffs mit dem Hämoglobin, das Oxyhämoglobin, wird also dissociirt durch dieselben Einflüsse, welche absorbirte Gase entbinden; d. h. sie hat eine Spannung von Sauerstoff, und kann nur bestehen, wenn in der umgebenden Atmosphäre mindestens die gleiche Sauerstoffspannung herrscht. Diese Spannung, welche durch Wärme erhöht wird, ist zu 30 mm Hg für 12^0 C. bestimmt worden (Worm-Müller).

Das Oxyhämoglobin ist heller roth (auch in seinen Lösungen) und etwas weniger löslich als Hämoglobin. Die Lösungen des letzteren sind dichroitisch (Brücke): in dünnen Schichten grün, in dicken

bläulich roth, die des Oxyhämoglobins immer roth. Dieses Verhalten zeigt sich auch an der Farbe des Blutes im Ganzen: das O-freie Erstickungsblut ist dichroitisch, das arterielle Blut nicht. Noch grösser zeigt sich der Unterschied bei spektraler Untersuchung (s. unten).

Aus dem Oxyhämoglobin wird der Sauerstoff durch Kohlenoxydgas verdrängt (L. Meyer), aus dem Kohlenoxydhämoglobin das Kohlenoxyd ebenso durch Stickoxydgas (Hermann). Das verdrängende Gas tritt in gleichem Volumen ein, wie das verdrängte enthalten war. Die genannten Gase bilden also festere, aber äquivalente Verbindungen mit Hämoglobin. Auch diese Gase werden durch das Vakuum ausgetrieben (Donders u. A.), haben also in ihren Verbindungen mit Hämoglobin eine Spannung, die freilich kleiner ist als die des Oxyhämoglobins. Die Verbindungen sind ebenso hell roth, wie die letztere, die des CO hat einen bläulichen Schein.

Die Reduktion des Oxyhämoglobins zu Hämoglobin geschieht noch leichter als durch die oben genannten physikalischen Mittel durch chemische Reduktionsmittel, wie Schwefelwasserstoff, Schwefelammonium, alkalische Oxydullösungen, Eisenfeile, kleine Mengen Stickoxyd, thierische Gewebe (vgl. Kap. II.).

Ueber Beziehungen des Hämoglobins zur Kohlensäure s. Kap. II.

Das Hämoglobin, sowie seine Verbindungen und Zersetzungsprodukte, haben ein charakteristisches Verhalten zu farbigem Licht, durch welches Blut von anderen rothen Flüssigkeiten leicht zu unterscheiden ist (Stokes, Hoppe-Seyler). Es löscht nämlich schon in dünnen Schichten, resp. verdünnten Lösungen*), gewisse Strahlen vollständig aus, während andere noch durchgehen. Das Oxyhämoglobin, in Folge dessen auch das gewöhnliche Blut, zeigt ausser einer allgemeinen Auslöschung im Blau und Violett namentlich zwei solche Auslöschungen oder Absorptionsstreifen im Gelbgrün zwischen den Fraunhofer-schen Linien D und E, welche die Fig. 3 und 4 verdeutlichen. Das reduzirte Hämoglobin und das Erstickungsblut hat nur einen verwaschneren Absorptionsstreifen, etwa entsprechend dem Zwischenraum der beiden ersteren, und an der Linie D einen schmalen undeutlich getrennten Nebenstreifen (Hermann). Das CO- und NO-Hämoglobin

*) Da es bei den Absorptionen, ähnlich wie bei den Drehungen der Polarisationsebene (s. oben p. 18) nur auf die Anzahl der hinter einander vom Lichte durchlaufenen Moleküle ankommt, so ergiebt sich die „wirksame Schicht“ aus dem Produkt von absoluter Schichtdicke und Konzentration; so dass der Effekt z. B. genau der gleiche bleibt, wenn man bei doppelter Konzentration die halbe absolute Schichtdicke nimmt.

haben zwei Streifen, die mit denen des O-Hämoglobins identisch sind (beim CO ein wenig verschoben).

Um die Absorptionsstreifen zu sehen, hat man nur auf irgend eine Weise ein Spektrum herzustellen, und dann die Blutschicht irgendwie in den Weg der Strahlen zu bringen, z. B. zwischen Licht und Spalt, oder zwischen Spalt und

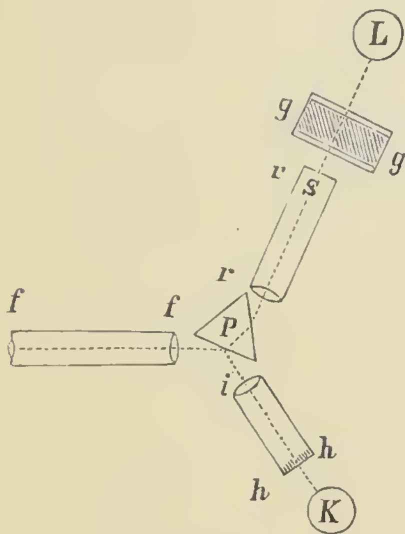


Fig. 1.

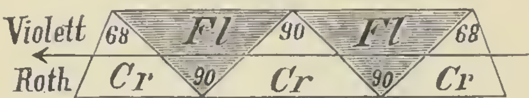


Fig. 2.

Prisma, oder zwischen Prisma und Auge. Der gewöhnliche Spektralapparat (Fig. 1) hat ein mit einem Spalt s endendes Rohr rr vor der einen Fläche des Prisma p und ein Fernrohr ff vor der anderen; das Blut wird in einem planparallelen Gefäss gg zwischen Spalt und Licht gebracht. Zur Orientierung dienen bei Tageslicht die Fraunhofer'schen Linien, bei Lampenlicht (L stellt die Lampe dar) das durch Reflexion gleichzeitig im Fernrohr erscheinende Bild der Skala hh, welche durch die Lampe K beleuchtet wird: i und j sind Hilfslinsen. In den Spektralapparaten mit grader Durchsicht sind Flint- und Crownglas-Prismen so kombinirt, dass die ablenkende Wirkung für eine Mittelfarbe kompensirt ist, aber eine Farbenzerstreuung übrig bleibt, also grade umgekehrt wie bei den achromatischen Prismen. Fig. 2 zeigt eine solche Kombination.

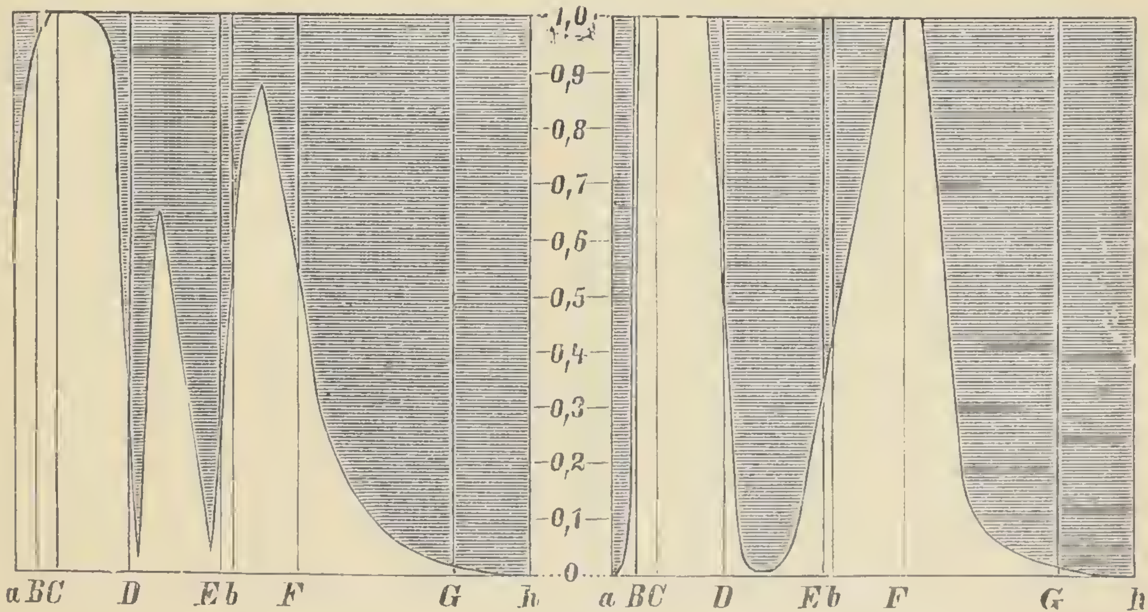


Fig. 3.
Spektrale Absorption des Oxyhämoglobins und des reduzirten Hämoglobins (nach Rollett).

Bei beständiger Vermehrung der Schichtdicke oder der Koncentration breiten sich die Absorptionen immer mehr aus und laufen zusammen, zuerst die beiden

Absorptionsstreifen des Oxyhämoglobins untereinander, dann diese mit der Absorption im Blau, zuletzt verschwindet selbst das rothe Licht. Fig. 3 stellt dies Verhalten, links für Oxyhämoglobin, rechts für reduzirtes, leicht verständlich dar; die vertikalen Linien sind die FRAUNHOFER'schen, die horizontalen Mittelstriche zeigen die Zunahme der wirksamen Schicht (vgl. p. 48, Anm.) an, und die von der betreffenden Horizontale geschnittenen Theile der dunklen Felder bezeichnen die Breite der entsprechenden Absorptionsstreifen. Bringt man eine verdünnte Blutlösung in einem keilförmigen Gefäss von nach unten zunehmender Schichtdicke vor den Spektralapparat, so sieht man die Figur ohne Weiteres (das Fernrohr des Apparats giebt umgekehrte Bilder). Die Grenzlinie des dunklen und hellen Theiles stellt natürlich die Kurve der Absorbirbarkeit der verschiedenen Wellenlängen dar, wenn man die oberste Horizontallinie als Abscissenaxe nimmt. — In Fig. 4 stellt das Spektrum 1 die Absorptionsstreifen des Oxyhämoglobins und das Spektrum 2 denjenigen des reduzirten Hämoglobins bei mittlerer wirksamer Schicht dar.

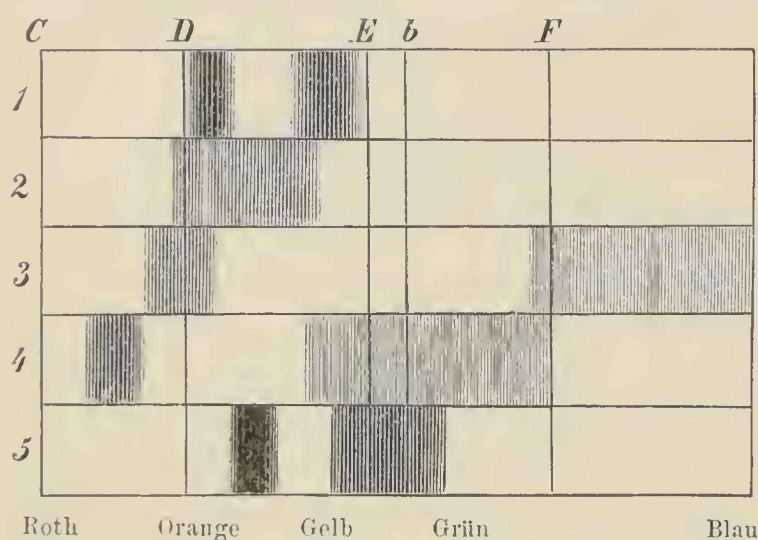


Fig. 4.
Absorptionsspektra: 1 des Oxyhämoglobins, 2 des reduzirten Hämoglobins, 3 des Hämatins in alkalischer Lösung, 4 des Hämatins in saurer Lösung, 5 des Hämochromogens.

Quantitative Bestimmungen der Absorption für eine bestimmte am Spektralapparat eingestellte Farbe (des sog. Extinktionskoëffizienten) kann man ausführen, indem man einen Theil des Spaltes von der Lösung frei lässt, und auf anderen Wegen, z. B. durch Verengerung oder durch polarisatorische Verdunkelung, den entsprechenden Theil des Gesichtsfeldes in gleichem Grade verdunkelt, wie es die Lösung thut (VIERORDT u. A.).

Das Hämoglobin ist sehr zersetzlich. Es zerfällt sehr leicht unter Auftreten eines anscheinend dem Globulin (p. 36) am nächsten stehenden Eiweisskörpers (der aber nicht wie Globulin durch Sauerstoff gelöst wird) und eines Farbstoffes, Hämatin. Dieser Zerfall wird bewirkt durch alle eiweisskoagulirenden und eiweissfällenden Einflüsse (Hitze, Alkohol, Mineralsäuren), ausserdem durch alle, auch die schwächsten Säuren, selbst Kohlensäure bei Gegenwart von viel Wasser, endlich durch starke Alkalien.

Das gefärbte Spaltungsprodukt des Hämoglobins, das Hämatin ($C_{32}H_{32}N_4FeO_4$ NENCKI & SIEBER), welches im Körper für sich nicht vorkommt, ist ein krystallinischer, getrocknet blauschwarzer, metallglänzender Farbstoff, in Wasser und Alkohol nicht löslich, wohl aber in wässrigen oder alkoholischen Säure- und Alkalilösungen, in welchen

es jedoch Zersetzungen erleidet; die sauren Lösungen sind braun, die alkalischen dichroitisch: in dünnen Schichten grün, in dickeren granatroth. Wird eingetrocknetes Blut bei Gegenwart von etwas Kochsalz mit starker Essigsäure erhitzt, so entstehen beim Abkühlen rhombische Krystalle, was zur Erkennung von Blut benutzt wird (TEICHMANN's Häminkrystalle). Die Krystalle sind salzsaures Hämatin (HOPPE-SEYLER), $C_{32}H_{30}N_4FeO_3.HCl$.

Auch das Hämatin hat ein charakteristisches Spektrum, welches jedoch in alkalischer und in saurer Lösung verschieden ist. In Fig. 4 ist bei 3 das erstere, bei 4 das letztere dargestellt. Es verbindet sich wie das Hämoglobin mit Stickoxyd, und das Stickoxyd-Hämoglobin geht durch Alkalien in Stickoxyd-Hämatin über (LINOSSIER).

Bei der Zersetzung des Oxyhämoglobins durch Säuren wird der Sauerstoff nicht frei und kann auch nicht ausgepumpt werden: er wird also durch eins der Zersetzungsprodukte fest chemisch gebunden (L. MEYER, ZUNTZ, STRASSBURG). Dasselbe ist der Fall bei der Zersetzung des O-Hämoglobins durch Hitze, und auch das CO- und NO-Hämoglobin zeigen dasselbe Verhalten (HERMANN & STEGER). Nach HOPPE-SEYLER geht im ersteren Falle nur die Hälfte des Sauerstoffs in eine feste Verbindung über, welche man direkt erhält, wenn Hämoglobin mit schwachen Säuren oder weniger eingreifenden Oxydationsmitteln behandelt wird: das Methämoglobin. Das Spektrum desselben stimmt mit dem der sauren Hämatinlösungen nahe überein. Durch Reduktion geht das Methämoglobin in Hämoglobin über.

Andere Autoren (JÄDERHOLM) halten das Methämoglobin für ein O-reicheres Peroxyhämoglobin, welches durch Reduktion zunächst in Oxyhämoglobin und dann in Hämoglobin übergeht. Weitere Zersetzungsprodukte des Hämoglobins sind:

Hämochromogen (HOPPE-SEYLER), ein von STOKES zuerst durch Reduktion von Hämatinlösungen erhaltener und als reduzirtes Hämatin bezeichneter Farbstoff, mit zwei Absorptionsstreifen (bei 5, Fig. 4), welche denen des Oxyhämoglobins entfernt ähnlich sind, der dem Roth nähere ist ungemein schwarz; die Substanz geht bei Sauerstoffzutritt sofort in Hämatin über. Sie entsteht auch durch Spaltung des reduzirten Hämoglobins durch Säuren, Hitze u. dgl. bei Luftabschluss.

Hämatoporphyrin (HOPPE-SEYLER) oder *eisenfreies Hämatin* (MULDER) entsteht durch Einwirkung starker Mineralsäuren auf Hämatin, wobei Eisen als Oxydulsalz abgespalten wird (SCHERER), oder durch Reduktion saurer alkoholischer Hämatinlösungen. Seine Spektra in alkalischer und saurer Lösung haben eine grössere Anzahl Absorptionsstreifen. Nach neueren Untersuchungen (NENCKI & SIEBER) hat es die Zusammensetzung des Bilirubins (p. 33) $C_{16}H_{18}N_2O_3$, ist also diesem isomer.

Hydrobilirubin (oder *Urobilin*) $C_{32}H_{40}N_4O_7$, vgl. p. 33, entsteht durch Reduktion alkoholischer Hämatinlösungen mit Zinn und Salzsäure (HOPPE-SEYLER).

Hämatoidin (VIRCHOW), orangerothe rhombische Tafeln, welche im Organismus durch Zersetzung von in Organen eingeschlossenen Blutergüssen entstehen. Der

Körper steht dem Bilirubin (p. 33) in seinen Eigenschaften sehr nahe oder ist mit ihm identisch.

Hämosiderin (E. Neumann), ein eisenhaltiges Pigment, welches in lebenden Geweben durch Zersetzung des Hämoglobins entsteht, während Hämatoidin sich im Innern der Blutergüsse bildet.

Nach den vorstehenden Angaben ist das Hämoglobin als eine Eiweissverbindung des Hämatins zu betrachten, und verdankt wahrscheinlich letzterem Bestandtheil sein Krystallisationsvermögen. Jedoch wird immer wieder von Einzelnen behauptet, dass die Blutkrystalle entfärbt werden können und Globulinkrystalle seien, denen der Farbstoff anhaftet.

b. Die übrigen Bestandtheile der rothen Blutkörperchen.

Ueber Isolirung der Blutkörperchen behufs Analyse s. oben p. 43f.

1. Ein durch Kohlensäure fällbarer, durch Luftzuleitung sich wieder lösender Eiweisskörper, das Globulin.

Die Kerne der kernhaltigen Blutkörperchen (s. oben) enthalten eine mucinartige Substanz (Brunton) und Nuklein (Miescher).

2. Geringe Mengen in Aether löslicher Substanzen: Fette, Seifen, Cholesterin, mehrere Ester desselben, Lecithin und dessen Zersetzungsprodukte (Glycerinphosphorsäure etc.).

3. *Salze*, namentlich Kali- und Phosphorsäure-Verbindungen, wenig Chloride, sehr wenig oder gar kein Natron.

4. *Wasser*.

5. *Gase*: über diese s. Kap. II.

3. Die farblosen Blutkörperchen und andere Formbestandtheile.

Neben den rothen enthält das Blut regelmässig auch eine viel geringere Zahl farbloser Blutkörperchen (Lymphkörperchen), kuglige kernhaltige Zellen, mit granulösem Inhalt und maulbeerförmiger Oberfläche, grösser als die rothen (etwa $^1/_{100}$ mm). Sie zeigen die grösste Aehnlichkeit mit den Zellen der Lymphe, von denen sie auch grossentheils herstammen. Diese (membranlosen) Zellen zeigen bei der Körpertemperatur lebhafte Bewegungen: Aussenden und Wiedereinziehen von Fortsätzen, wodurch fremde Körnchen in das Innere eindringen können, ferner Theilungen. Ihre chemischen Bestandtheile sind noch fast unbekannt, vermuthlich sind es, mit Ausnahme des Farbstoffs, nahezu die der rothen.

Die farblosen Körperchen senken sich weniger schnell als die rothen und finden sich daher vorzugsweise in der Speckhaut (p. 44). Beim Centrifugiren (p. 44) bilden sie, namentlich wenn die Gerinnung verhindert wird, eine Schicht zwischen dem rothen Theil und dem Plasma.

Die Zahl der farblosen Blutkörperchen ist ungemein schwankend; eins derselben kommt auf 350—600, ja 1200 rothe; im Milzvenenblut steigt ihre Zahl auf 1 : 70 (Hirt). Das defibrinirte Blut ist stets viel ärmer an farblosen Elementen

als das ursprüngliche (A. Schmidt). Ueber die Beziehungen der farblosen Körper zur Blutgerinnung s. unten.

Ausserdem finden sich im Blute noch andere, weniger konstante, morphologische Bestandtheile, z. B. feine Körnchen, ferner Plättchen (Blutplättchen, Bizzozero), und im Blute der Vögel, Amphibien und Fische kleine spindelförmige Elemente, deren Bedeutung noch zweifelhaft ist. Während die letztgenannten kernhaltige Zellen sind (Eberth), werden die Blutplättchen von Einigen als fibrinartige Ausscheidungen betrachtet (Löwit).

4. Das Blutplasma.

Das Plasma, welches man, wie schon erwähnt (p. 43 f.), durch Senkung der Körperchen in abgekühltem Blut, sowie durch den Müller-schen Versuch gewinnen kann, reagirt alkalisch. Seine Bestandtheile sind mit Ausnahme des Fibrins zugleich die des Serums.

a. Die Blutgerinnung und das Fibrin.

Der Ablauf der Blutgerinnung im entleerten Blute ist oben schon im Allgemeinen geschildert worden. Er erfolgt bei Vögeln fast augenblicklich, bei Säugethieren langsamer, beim Pferde besonders langsam, nach 5—13 Minuten, beim Menschen nach 1—6 Minuten, beim Frosche noch langsamer als bei Säugern. Die Blutgerinnung ist für den Organismus wichtig, indem sie die Oeffnungen blutender Gefässe kleineren Kalibers verstopft.

Beschleunigt wird die Gerinnung durch Wärme, sowie durch die Berührung mit rauhen Flächen, z. B. durch Schlagen. Umgekehrt bleibt auch das entleerte Blut unter Oel oder in feuchten Membranen lange flüssig (Freund); es scheint sich also wie eine übersättigte Lösung zu verhalten. Die Ursache, warum das zirkulirende Blut flüssig bleibt, kann nicht in diesem Umstande liegen, da es nach dem Tode in den Gefässen gerinnt, und ebenso im lebenden Körper da, wo es in einem Gefässe stillsteht, z. B. nach Unterbindungen. Wahrscheinlich übt die Berührung mit der lebenden Gefässwand, welcher besonders beim Durchgang durch die Kapillaren jedes Bluttheilchen unterliegt, einen (bisher nicht näher erklärten) gerinnungshindernden Einfluss aus; auch in isolirten lebenden Gefässen, z. B. im pulsirenden Froschherzen, gerinnt das Blut nicht (Brücke). Auch gerinnt es nicht, oder sehr spät, wenn es durch gefettete Röhren entleert und unter Oel aufgefangen wird (Freund); man hat daher versucht, den Einfluss der lebenden Gefässe auf die Fernhaltung von Fremdkörpern und Rauhigkeiten zurückzuführen.

Verhindert wird die Gerinnung, auch im entleerten Blute, durch Kälte, Zusatz von Alkalien oder alkalisch reagirenden Salzen; ferner durch eine aus den Mund- und Schlundtheilen des Blutegels extrahirbare Substanz (Haycraft). Auch gerinnt das entleerte Blut nicht, wenn dem lebenden Thiere Pepton injizirt worden ist (Schmidt-Mülheim, Fano), oder wenn grössere Blutmengen entzogen und nach Defibrinirung wieder eingespritzt worden sind (Lewaschew). Kann das Blut eines Thieres nur durch Herz und Lungen kreisen, so verliert es ebenfalls die Fähigkeit, zu gerinnen (Martin & Donaldson, Stolnikow, Pawlow). Das Blut jüngerer Embryonen gerinnt nicht (Boll). Die erbliche Bluterkrankheit (Hämophilie) beruht nicht auf Gerinnungsmängeln.

Die Menge des sich abscheidenden Fibrins ist trotz des grossen Volums, welches es, namentlich anfangs, bei der Gerinnung einnimmt, sehr gering, und, selbst für verschiedene Proben desselben Blutes (S. Mayer), äusserst variabel; im Mittel beträgt sie etwa 0,2 pCt. des Blutes. Seitdem es gelungen ist, aus gewissen, aus Plasma und anderen thierischen Flüssigkeiten darstellbaren Eiweisskörpern, den Fibringeneratoren, eine Fibrinkoagulation künstlich herbeizuführen, wird angenommen, dass das Fibrin nicht als solches im Blute präexistirt, sondern erst bei der Blutgerinnung sich bildet, und zwar unter der Einwirkung eines Fermentes, welches gleichzeitig entsteht (A. Schmidt).

A. Schmidt nahm ursprünglich zwei Fibringeneratoren an, die fibrinogene und die fibrinoplastische Substanz; jetzt wird meist angenommen, dass das Fibrin aus einer Globulinart, dem Fibrinogen hervorgeht, welche durch ein Enzym (p. 38), das Fibrinferment oder Thrombin, zur Gerinnung gebracht wird. Das Fibrinogen ist auch in vielen anderen normalen und pathologischen Flüssigkeiten enthalten, z. B. in Lymphe, Chylus, Liquor pericardii, Hydrocelelflüssigkeiten u. s. w.; die beiden ersteren bilden auch das Ferment, koaguliren also spontan, aber langsamer als Blut; die übrigen bilden kein Ferment, gerinnen daher nur auf Zusatz desselben oder Blutzusatz. — Das Fibrinogen gewinnt man aus Plasma durch Zusatz von Wasser und Einleiten von Kohlensäure; es reisst Ferment mechanisch mit nieder. Das Ferment erhält man durch Ausfällen des Blutes mit Alkohol und Extrahiren des nach längerer Zeit abfiltrirten Niederschlages mit Wasser; unmittelbar aus der Ader in Alkohol einströmendes Blut liefert kein Ferment. Die Menge des Ferments ist nur für die Geschwindigkeit der Ausscheidung von Bedeutung. Gegenwart von unkrystallisirtem Hämoglobin, Kohle, Platin etc. beschleunigt die Fibrinbildung, wenn im Uebrigen alle Bedingungen erfüllt sind. Werden die Lösungen des Fibrinogens und des Fermentes vor der Vereinigung durch Wasserstoff O-frei gemacht, so bildet sich kein Fibrin. Ist die Lösung des Fibrinogens durch Diffusion salzfrei gemacht, so liefert sie unter Einwirkung des Ferments keine Fibrinausscheidung, sondern ein lösliches Zwischenprodukt.

Die angeführten Thatsachen liefern noch keineswegs eine befriedigende Er-

klärung der Blutgerinnung und des verhindernden Einflusses der oben angeführten Umstände. Namentlich ist die Bildung des Fermentes im entleerten Blute sehr dunkel. Manche suchen seine Quelle in der Zerstörung der farblosen Blutkörperchen, welche bei der Gerinnung stark abnehmen (A. Schmidt, bestritten von Salvioli); indess lässt sich auch aus centrifugirtem Plasma, ferner durch Extraktion drüsiger Organe, Ferment gewinnen (Wooldrigde); die letzteren Extrakte können in den Gefässen lebender Thiere Gerinnung bewirken. Neuerdings wird eine Beziehung des Ferments zum Lecithin behauptet.

Eine neuere Theorie (Freund), nach welcher die Gerinnung auf der Ausfällung von Kalkphosphat beruhe, indem das Plasma Kalk, die Blutkörperchen Phosphorsäure hergeben, und der Niederschlag durch Adhäsion wie ein Fremdkörper Fibrin zur Abscheidung bringe, hat mannigfachen Widerspruch erfahren.

Die Blutgerinnung kann als eine Erscheinung des Absterbens des Blutes bezeichnet werden, und ist wahrscheinlich nur ein Theil komplizirterer, grösstentheils noch unbekannter Veränderungen. Auf solche deutet die Thatsache, dass die alkalische Reaktion des Blutes bis zur Gerinnung beständig abnimmt (Pflüger & Zuntz), also eine Säurebildung stattfindet. Zugleich finden gewisse Aenderungen im Gasgehalt statt (s. Kap. II.). Auf tiefere chemische Umsetzungen deutet auch die geringe bei der Gerinnung beobachtete Wärmebildung (Schiffer), für deren Erklärung die Aenderung des Aggregatzustandes bei der geringen Menge des Fibrins wohl kaum ausreicht. Auf galvanische Vorgänge beim Absterben des Blutes deuten die bei Gelegenheit des Muskelstroms zu erwähnenden Ströme bluthaltiger Froschdrüsen.

b. Die übrigen Bestandtheile des Plasma (Bestandtheile des Serum).

1. *Eiweisskörper.* Die Hauptmasse (über 6—7 pCt. des Plasma) bildet das gewöhnliche Albumin. Nach Ausfällung desselben durch Hitze liefern Essigsäure und (nach Verdünnen mit Wasser) Kohlensäure weitere Eiweissfällungen, welche man neuerdings als Serumglobulin bezeichnet (etwa 0,5—1 pCt.).

Die letztere Substanz ist identisch mit der von Schmidt früher angenommenen fibrinoplastischen Substanz, welche bei der Gerinnung nicht völlig verbraucht werden sollte. Von anderen Globulinen unterscheidet sie sich hauptsächlich durch ihre hohe Gerinnungstemperatur in neutralen Lösungen (75°). Sie wurde früher auch als Paraglobulin, Serumkasein etc. bezeichnet.

2. *Kreatin, Sarkin, Harnstoff, Karbaminsäure* (?), zuweilen auch *Hippursäure*, sämmtlich in sehr geringer Menge (sog. Extraktivstoffe).

3. *Traubenzucker*, in geringer und nach dem Orte verschiedener Menge (Näheres s. bei der Lehre vom Leberzucker, Kap. IV.).

4. *Fette, Fettsäuren, Cholesterin, Lecithin*, die Fette theils mittels der Seifen gelöst, theils emulgirt, ebenfalls nur in geringer, übrigens schwankender Menge (0,1—0,2 pCt.).

5. Ein, jeder Blutart eigenthümlicher *Riechstoff*.

6. Ein gelber *Farbstoff*.

7. *Salze*, und zwar vorwiegend Natriumsalze, Chloride und Karbonate, also besonders Kochsalz und Natriumkarbonat; besonders bemerkenswerth im Vergleich zu den Salzen der Blutkörperchen (p. 52).

8. *Wasser*.

9. *Gase;* dieselben werden bei der Athmungslehre besprochen.

Die alkalische Reaktion des Serums ist nur etwa halb so stark wie die des Gesammtblutes, also (vgl. p. 42) entsprechend einer 0,1—0,2 procent. Sodalösung (Zuntz). Da die Blutkörperchen im Plasma untersinken, so muss das spezifische Gewicht des Plasma und Serum kleiner sein als das des Gesammtblutes.

5. Quantitative Zusammensetzung und Menge des Blutes.

Das Verhältniss der Blutkörperchen zum Plasma ist dem Gewichte nach nur schwer auf Umwegen zu bestimmen (über Schätzungen des Volumverhältnisses s. oben p. 46). Die angegebenen Zahlen schwanken von 53 : 47 bis 33 : 67. Die Analysen des Plasmas für sich sind genauer, als die der Körperchen für sich, weil man zwar leicht Plasma (oder Serum) ohne Körperchen, aber kaum Körperchen ohne Serum gewinnen kann.

Als Beispiel mögen folgende Analysen venösen Blutes dienen (aus Hoppe-Seyler's Laboratorium):

		Pferd	Hund
In 100 Th. Blut	Körperchen	32,6	38,3
	Plasma	67,4	61,7
In 100 Th. Körperchen	Feste Stoffe	43,5	—
	Wasser	56,5	—
In 100 Th. Plasma	Feste Stoffe	9,2	7,9
	Fibrin	1,0	0.2
	Albumin	7,8	6,1
	Fette	0.1	0,2
	Extraktivstoffe	0,4	0,4
	Lösliche Salze	0,6	0,8
	Unlösl. Salze	0,2	0,2
	Wasser	90,8	92,1

Der Hämoglobingehalt des Blutes wird für den Hund zu 13,8, für den Menschen beim Manne zu 13,8, beim Weibe zu 12,6 auf 100 Gewichtstheile Blut angegeben (Preyer, Otto). Zur Bestimmung desselben kann der Eisengehalt des Hämoglobins und des Gesammtblutes benutzt werden. Bequemer ist die optische Bestimmung mittels des Hämometers von v. Fleischl; ein Keil aus Rubinglas, welches bei durchfallendem Lampenlicht genau wie Blut gefärbt ist, wird unter einer Oeffnung bis zu der Dicke eingeschoben, in welcher er mit dem in gegebenem Verhältniss verdünnten Blute gleiche Farbe hat; die Graduirung des Keils erfolgt empirisch.

Man unterscheidet zwei Arten von Blut, das hellrothe arterielle und das dunkelrothe venöse Blut; das Wesentliche ihres Unterschiedes wird bei der Athmung angegeben. Während das arterielle Blut überall

im Körper die gleiche Zusammensetzung besitzt, ist das venöse Blut verschieden zusammengesetzt, je nach dem Organe, aus dem es herauskommt. Auch diese Unterschiede werden später erörtert werden.

Die Menge des Blutes bestimmt man am besten (Welcker, Heidenhain), indem man das freiwillig ausfliessende Blut des enthaupteten Körpers auffängt, und den in den Gefässen bleibenden Rest durch Ausspritzen der Gefässe und Auslaugen des zerstückelten Körpers mit Wasser gewinnt; der Blutgehalt des Spülwassers wird ermittelt durch Verdünnen einer gemessenen Blutprobe bis zu gleicher Färbung mit dem Spülwasser. Das Hämoglobin der Muskeln muss in Abzug gebracht werden. Der Blutgehalt einzelner Glieder kann nach Abtrennung in gefrorenem Zustande, oder plötzlicher Abbindung intra vitam, auf gleiche Weise bestimmt werden.

Am lebenden Thiere kann man die Blutmenge am einfachsten bestimmen, wenn man eine bekannte Menge p einer fremden Substanz in die Gefässe injizirt. ihre völlige Mischung mit der ganzen Blutmenge x abwartet, und dann in einer entzogenen Blutprobe den Procentgehalt der Substanz bestimmt (Valentin). Ist derselbe n, so ist $x = 100\, p/n$. Ist die Substanz ein normaler Blutbestandtheil. z. B. Wasser, so wird eine vor der Injektion entzogene Blutprobe m Procent davon enthalten, und es ergiebt sich $x = 100\, p/(n-m)$. Indess kann man erst nach langer Zeit auf gleichmässige Mischung rechnen, und während dieser Zeit verlässt ein Theil der Substanz meist durch Ausscheidung das Blut. Eine leicht verständliche Modifikation des Valentin'schen Prinzips ist folgende: Man lässt das Thier eine gemessene Menge Kohlenoxydgas einathmen, und entzieht vor- und nachher eine Blutprobe; das Absorptionsvermögen für Sauerstoff ist in der zweiten Probe vermindert (vgl. p. 48); aus der Grösse der Verminderung lässt sich die Blutmenge berechnen (Gréhant & Quinquaud).

Die Blutmenge ist beim Menschen zu 7—8 pCt. des Körpergewichts bestimmt worden (Bischoff, von Anderen bis 12,5 pCt.). Beim Hunde beträgt sie 8—9 pCt., beim Kaninchen weniger. Bei letzterem enthalten die Muskeln nur 2,5, die Eingeweide 20,9 pCt. Blut (J. Ranke). Dass neugeborene Thiere und Menschen wesentlich blutärmer seien als erwachsene, wird bestritten.

Durch Entziehung (Aderlass) und Einspritzung (Transfusion) kann die Blutmenge erheblich verändert werden. Bemerkenswerth ist, dass jedes Thier im Allgemeinen nur das Blut seiner eigenen Art in seinen Gefässen verträgt; Transfusion fremdartigen Blutes bewirkt tödtliche Erkrankung. Die wesentliche Ursache der letzteren liegt in schneller Zerstörung der fremden Blutkörper, deren Farbstoff durch die Nieren (die sich dabei entzünden) in den Harn übergeht, und deren klebrige Reste Kreislaufsstörungen bewirken (Panum u. A.). Ein Hund

wird getödtet durch 2 p. mille seines Gewichtes Schweine- oder Kalbsblut, 12 p. mille Lammblut, 20—25 p. mille Hühnerblut (Ponfick).

6. Allgemeine Bedeutung des Blutes.

Das Blut kreist beständig durch alle Organe des Körpers und steht mit denselben in lebhaftem Stoffaustausch. Im Allgemeinen kann ein Organ auf keinem anderen Wege Stoffe aufnehmen und ausgeben als aus dem Blute und an das Blut. Das letztere ist daher der Vermittler des ganzen Stoffverkehrs zwischen den Organen, und hierin, nicht etwa in eigener Vollziehung chemischer Umsetzungen, welche noch nie mit Sicherheit nachgewiesen werden konnte, liegt seine Bedeutung. Die Einfuhr und Ausfuhr von Stoffen vollzieht auch der Gesammtorganismus so, dass das Blut diese Stoffe in gewissen Organen von aussen empfängt oder nach aussen abgiebt. Besonders klar ist die stofftransportirende Rolle des Blutes bei der Athmung erwiesen.

Ausser seiner ernährenden hat das Blut auch eine rein mechanische Bedeutung. Es kann daher für gewisse Zeit zum Theil durch andere indifferente Flüssigkeiten, namentlich körperwarme 0,6 procentige Kochsalzlösung ersetzt werden, was bei grossen Blutverlusten von praktischer Wichtigkeit ist. Bei mässiger Injektionsgeschwindigkeit (bis 3 ccm pro Kilo Thier in der Minute, Dastre & Loye) können grosse Mengen dieser Lösung (bis zu $^2/_3$ des Körpergewichts) in die Venen eintreten, da dieselbe schnell wieder ausgeschieden wird.

B. Die Blutbewegung.

1. Allgemeine Uebersicht der Blutbewegung.

Geschichtliches. Obwohl schon den Alten die Kommunikation der Blutgefässe mit dem Herzen, der Klappenmechanismus des letzteren, der Synchronismus des Arterienpulses mit dem Herzstoss bekannt war, stand der Erkenntniss des Blutkreislaufes vor Allem der fundamentale Irrthum im Wege, dass die Arterien lufthaltig seien. Dieser Luftgehalt, zu dessen Annahme ohne Zweifel die Blutleere der Arterien in der Leiche geführt hatte, wurde von den Lungen, durch die Lungenvenen und das linke Herz, hergeleitet. Man nahm daher an, dass das Herz durch die Venen Blut, durch die Arterien Luft (Pneuma) in die Organe entsende; das durch die Venen wegströmende Blut liess man nach jedem Herzschlage auf demselben Wege zurückkehren. Der Alexandriner Herophilus (um 300 v. Chr.) nahm jedoch in den Arterien eine Mischung von Blut und Pneuma an, und sein Zeitgenosse Erasistratus ahnte die peripherische Kommunikation der Arterien und Venen. Erst Galen (131—201 n. Chr.) bewies den Blutgehalt der Arterien, den er aber ebenfalls als mit Pneuma vermischt angenommen zu haben scheint, erkannte also

den grossen Kreislauf im Wesentlichen richtig (ob er der erste gewesen ist, welcher dem Venenblut die ausschliessliche Richtung nach dem Herzen hin zuschrieb, ist zweifelhaft). Anstatt aber aus dem rechten Herzen das Blut in die Lunge strömen zu lassen, nahm er an, dass die noch brauchbaren Theile desselben durch die Herzscheidewand in das linke Herz übertreten, der unbrauchbare „Russ" aber durch die Lungenarterie den Lungen zugeführt und dort exhalirt werde, während „Pneuma" aus diesen durch die Lungenvenen ins linke Herz gehe, um sich mit dem Blute zu mischen. Diese Anschauung erhielt sich das ganze Mittelalter hindurch. Erst Vesal und seine Zeitgenossen (16. Jahrhundert) sahen ein, dass die Herzscheidewand vollkommen undurchgängig ist, und darauf hin, und nachdem die Entdeckung der Venenklappen (Cannani 1546, Fabricius ab Aquapendente 1574) den Weg des Venenblutes zum Herzen hin über allen Zweifel erhoben hatte, begannen Einzelne, wie Mich. Serveto (1509—1553), Realdo Colombo († 1559), Andr. Cesalpino (1519—1603), den Weg des Blutes vom rechten Herzen durch die Lungen in das linke Herz zu lehren, aber in unvollkommener und unrichtiger Weise, indem immer noch die Lungenvenen, das linke Herz und selbst die Arterien neben dem Blute etwas anderes, an das Pneuma Erinnerndes enthalten; auch sonst waren über die Funktionen der Arterien vielfache Irrthümer verbreitet; man hielt ihren Puls für aktiv und liess sie in den feinsten Zweigen Russ ausscheiden und Luft aufnehmen. William Harvey (1578—1658) war es vorbehalten, die grosse Wahrheit zu erkennen und in einer kurzen klassischen Schrift (Exercitatio anatomica de motu cordis et sanguinis in animalibus. Francofurti 1628) unwiderleglich zu beweisen. Anatomisch wurde der peripherische Zusammenhang der Arterien und Venen erst nach 1660 durch Injektionen und das Mikroskop nachgewiesen (de Marchettis, Blankaard, Ruysch), und durch die mikroskopische Beobachtung des Kapillar-Kreislaufs in Lunge und Gekröse des Frosches (Malpighi 1661) und am Warmblüter (Cowper 1697) vollends erkannt.

Aus der weiteren Entwicklung der Kreislaufslehre sind hauptsächlich folgende Momente hervorzuheben. Nachdem die ersten Druckmessungen in den Arterien durch Stephan Hales 1733 ausgeführt waren, und Poiseuille dieselben 1828 vervollkommnet und zugleich die Gesetze der Strömung in Röhren ermittelt hatte, begründete E. H. Weber 1851 die physikalische Theorie des Kreislaufes. Die exakte Messung der Umlaufsdauer (Ed. Hering 1829), der Strömungsgeschwindigkeiten (Volkmann 1850, Vierordt 1858, Ludwig & Dogiel 1867), der Pulsgeschwindigkeit (E. H. Weber) vervollständigte die Kenntniss des Kreislaufes, und die Einführung der graphischen Methode durch Ludwig 1847 (Ludwig's Kymographion 1847, Marey's Sphygmograph 1860 und Kardiograph 1868) brachte eine Fülle neuer Thatsachen und Probleme, welche zum Theil noch nicht erledigt sind.

Das Studium der nervösen Beherrschung des Kreislaufs beginnt mit Remak's (1844) Entdeckung der Herzganglien. Die Entdeckung der Hemmungswirkung des Vagus, gleichzeitig durch Budge und Ed. Weber 1846, war die erste Kenntniss der äusseren Innervation des Herzens, welche 1867 durch den Nachweis der Beschleunigungsnerven (Ludwig, v. Bezold) vervollständigt wurde. Die Existenz von Gefässnerven, schon von Henle, nachdem er die Muskulatur der Arterien 1840 entdeckt hatte, geahnt, wurde von Cl. Bernard 1851 am Halssympathicus erwiesen, und Schiff (1856), Bernard (1858) und Goltz (1874) verdankt man hauptsächlich den Nachweis der zweiten, erweiternden Gefässnervengattung. Das Gefässcentrum

wurde, nachdem SCHIFF schon 1855 seine ungefähre Lage gefunden hatte, von LUDWIG & THIRY 1864 entdeckt, die hemmende Wirkung des Depressor und somit ein wichtiger Fingerzeig für die Regulation des Kreislaufs, 1866 von LUDWIG & CYON.

Schon oben (p. 42) ist angegeben, dass das Blut aus Arterien in starkem Strahl, d. h. unter hohem Druck, aus Venen ohne Druckerscheinungen ausfliesst, was darauf deutet, dass die Arterien unter unmittelbarer Einwirkung einer Triebkraft stehen. Oeffnet man eine Arterie, so strömt das Blut meist nur aus ihrem centralen, dem Herzen näheren Ende aus; komprimirt man eine Arterie, so schwillt das centrale Stück an, das peripherische ab (wenn nicht kollaterale Verbindungen in der Nähe sind), und in allen peripherischer gelegenen Zweigen derselben steht das Blut still, und fliesst bei Verletzungen nicht aus. In den Arterien strömt also das Blut beständig unter dem Drucke des Herzens nach den feineren Aesten und Zweigen und nach den Kapillaren. Umgekehrt ist es bei den Venen; hier fliesst das Blut aus dem peripherischen Ende aus, und bei lokaler Kompression schwillt das peripherische Stück an, das centrale ab, und in letzterem steht das Blut still. In den Venen strömt also das Blut von den Kapillaren nach den Zweigen und Stämmen und so zum Herzen. Diese Sätze gelten sowohl für das Körper- als für das Lungengefässsystem.

Da nun die Körpervenen durch die rechte Herzhälfte mit den Lungenarterien, und die Lungenvenen durch die linke Herzhälfte mit den Körperarterien kommuniziren, so vollzieht das Blut unaufhörlich einen einzigen Kreislauf, in welchem jedes Bluttheilchen abwechselnd Kapillaren des Körpers und Kapillaren der Lunge passiren muss.

Das Blut hat hellrothe, arterielle Beschaffenheit in den Lungenvenen, in der linken Herzhälfte und in den Körperarterien, dunkelrothe, venöse Beschaffenheit in den Körpervenen, in der rechten Herzhälfte und in den Lungenarterien. Die Verwandlung arteriellen Blutes in venöses geschieht also in den Körperkapillaren, der umgekehrte Prozess in den Lungenkapillaren.

Wird das Herz abgebunden oder zum Stillstand gebracht, so steht alsbald das Blut in allen Theilen des Gefässsystems still, nachdem die vorhandenen Spannungsunterschiede sich durch die Elastizität der Gefässwände ausgeglichen haben. Die Herzbewegung ist also die Triebkraft, welche den Kreislauf unterhält.

Der Kreislauf zerfällt nach dem Gesagten in eine arterielle und eine venöse Abtheilung. Bei den höheren Wirbelthieren ist in jede dieser beiden Abtheilungen eine Herzhälfte als Triebkraft eingeschaltet, die linke in die arterielle, die rechte

in die venöse Bahn. Eine Kommunikation beider Herzhälften findet nicht statt. Obwohl hiernach die ganze Blutbewegung ein einziger Kreislauf ist, wird doch oft missbräuchlich der Abschnitt vom linken Herzen durch die Körperkapillaren zum rechten Herzen als grosser oder Körper-Kreislauf, der andere als kleiner oder Lungen-Kreislauf bezeichnet. — Ein Theil des Körpervenenblutes, nämlich das aus den Kapillaren des Magens, des Darmes und der Milz kommende, vereinigt sich in einem Venenstamm (Pfortader), welcher nicht ohne Weiteres zum rechten Herzen geht, sondern sich erst, wie eine Arterie, zu einem zweiten Kapillarsystem in der Leber verzweigt; erst aus diesem gelangt das Blut in die direkt zum Herzen führenden Venen; auch dieser Abschnitt des Gefässsystems wird missbräuchlich als Pfortader-Kreislauf bezeichnet. Fig. 5 stellt den Kreislauf der Säugethiere und Vögel schematisch dar.

Bei den Fischen existirt nur ein der rechten Herzhälfte der Säuger entsprechendes venöses Herz (s. Fig. 6); die Kiemenvenen gehen direkt in die Körperarterien über.

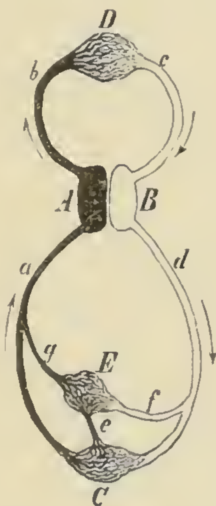


Fig. 5.
Schema des Säugethierkreislaufs. *A* rechtes oder venöses Herz. *B* linkes oder arterielles Herz. *C* Körperkapillaren. *D* Lungenkapillaren. *a* Körpervenen. *b* Lungenarterien. *c* Lungenvenen. *d* Körperarterien. *e* Pfortader. *f* Leberarterie. *E* Leberkapillaren. *g* Lebervenen.

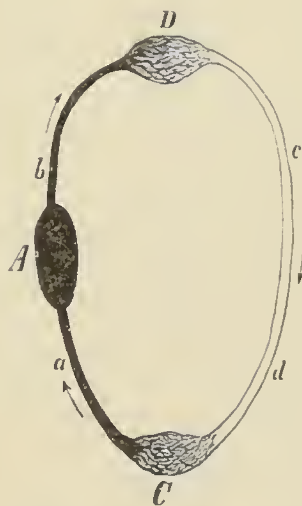


Fig. 6.
Schema des Fischkreislaufs. *A* Herz. *C* Körperkapillaren. *D* Kiemenkapillaren. *a* Körpervenen. *b* Kiemenarterien. *c d* Kiemenvenen und Körperarterien.

In den Figuren 5—10 ist durchweg venöser Inhalt der Gefässe schwarz, arterieller weiss bezeichnet.

2. Die Herzbewegung.

a. Der Bau des Herzens.

Das Herz besteht aus zwei vollständig getrennten, übereinstimmend gebauten muskulösen Hohlorganen, deren jedes durch rhythmische Zusammenziehungen und durch Klappen seinen Inhalt in bestimmter Richtung weiterbefördert. Die rechte Herzhälfte ist in die venöse, die linke in die arterielle Hälfte des Blutkreislaufs eingeschaltet; jene befördert das Blut der Körpervenen in die Lungenarterie, diese dasjenige der Lungenvenen in die Aorta. Jede Herzhälfte besteht aus einer

dünnwandigen Vorkammer (Vorhof, Atrium), welche das einströmende Blut zunächst aufnimmt, und einer dickwandigen Kammer (Ventrikel), welche es in die Arterie presst.

Die Muskelfasern, welche den grössten Theil der Herzwand bilden, sind, obgleich dem Willen gänzlich entzogen, quergestreift, und, abweichend von fast allen übrigen, verzweigt und untereinander netzartig zusammenhängend. Jede Faser besteht aus einer grossen Anzahl aneinandergereihter Muskelzellen, deren Grenzen an den Herzen verschiedener Thiere bald mehr, bald weniger deutlich sind. Die Fasern bilden mehrfache, verschieden gerichtete, zum Theil spiralig gewundene Schichten: die der Ventrikel entspringen von den faserknorpeligen Ringen an den Vorhofsgrenzen und setzen sich theils ebendaselbst wieder an, theils nachdem sie sich in die Mm. papillares umgeschlagen, an die Chordae tendineae der Klappen. Die Muskeln der Vorhöfe sind völlig von denen der Kammern getrennt; dagegen gehen viele Fasern von der rechten Herzhälfte auf die linke über. Diese Muskelanordnung erklärt es, dass stets beide Vorhöfe oder beide Ventrikel sich gleichzeitig kontrahiren, während Vorhof und Ventrikel in ihrer Thätigkeit von einander unabhängig sind. (Das von pathologischer Seite behauptete Vorkommen von Pulsationen eines Ventrikels ohne den anderen — sog. Hemisystolie — ist noch nicht genügend aufgeklärt.)

Vergleichend Anatomisches.

Bei den Säugethieren und Vögeln ist das Herz wie beim Menschen.

Bei den Fischen entspricht das Herz, wie schon erwähnt, lediglich der rechten, venösen Herzhälfte des Menschen; die linke fehlt, d. h. das aus den Kiemen zurückkehrende arterielle Blut geht direkt in die Körperarterien über: die Kiemenvenen verbinden sich zu den beiden Aortae descendentes, welche sich weiter unten vereinigen. Derselbe Zustand findet sich bei den Larven der Amphibien, und bei den höheren Wirbelthieren in der Embryonalzeit (Kap. XIV.). Das Fischherz besteht aus einer Vorkammer mit Herzohr und einer Kammer; die Körpervenen münden aber in erstere nicht direkt, sondern in einen selbstständig pulsirenden Venensinus. Auch geht die Aorta, welche die Kiemenarterien liefert, nicht direkt aus der Kammer, sondern aus einem selbstständigen pulsirenden Aortenbulbus hervor. (Vgl. Fig. 7).

Komplizirter ist das Verhalten bei den Amphibien. Während bei den Fischen das Blut bei jedem Umlauf einmal das Athmungsorgan passiren muss und die Arterien rein arterielles Blut enthalten, findet bei den Amphibien nur eine partielle Athmung statt, d. h. die Lungenarterien sind Aeste der Aorta, so dass bei jedem Umlauf nur ein Theil des Blutes die Lungen passirt. Das arterielle Lungenvenenblut gelangt in einen linken Vorhof, beide Vorhöfe senden ihr Blut in eine gemeinsame Kammer, aus welcher (mittels eines Bulbus wie bei den Fischen) die beiden Aortenbögen hervorgehen. Kammer und Arterien, mit Einschluss der Lungenarterien, führen also ein Gemisch von arteriellem und venösem Blut; rein arterielles Blut enthalten nur Lungenvenen und linker Vorhof, rein venöses die Körpervenen, der Venensinus und der rechte Vorhof. Bei den höheren Amphibien, besonders den ungeschwänzten Batrachiern, bildet sich im Aortenbulbus eine longitudinale Scheidewand aus, welche so liegt, dass die Lungenarterien vorzugsweise

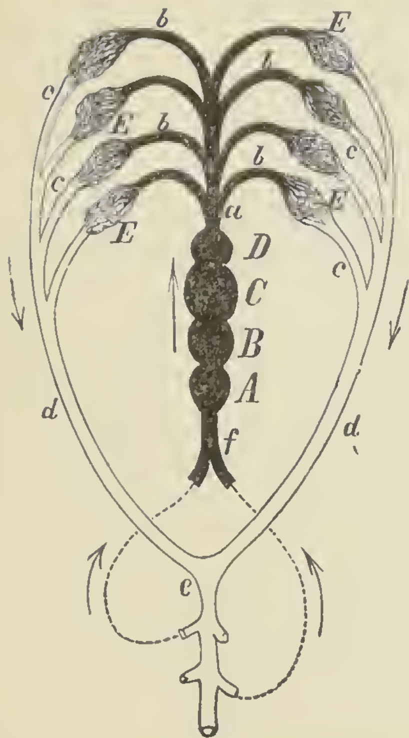


Fig. 7. Schema des Fischherzens.

A Venensinus. *B* Vorkammer. *C* Kammer. *D* Aortenbulbus. *a* Aorta ascendens. *bbb* Kiemenarterien. *EE* Kiemenkapillaren. *ccc* Kiemenvenen. *d* Absteigende Aorten, bei *e* vereinigt. *f* Körpervenen.

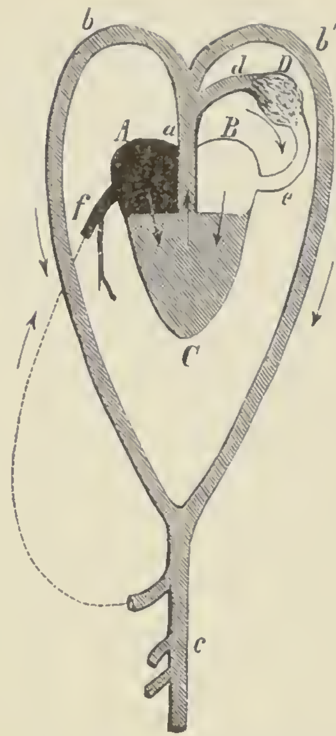


Fig. 8. Schema des Herzens geschwänzter Amphibien.

A Rechter Vorhof. *B* Linker Vorhof. *C* Kammer. *a* Aorta ascendens. *b* Rechter Aortenbogen. *b'* Linker Aortenbogen. *c* Aorta descendens. *d* Lungenarterien. *D* Lungenkapillaren. *e* Lungenvenen. *f* Körpervenen.

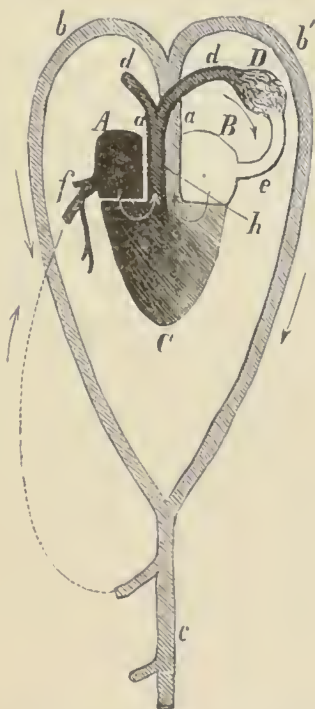


Fig. 9. Schema des Herzens der ungeschwänzten Batrachier.

Bezeichnungen wie Fig. 8; *h* Scheidewand des Bulbus aortae, welche das Blut des rechten Vorhofs vorzugsweise in die Lungenarterie leitet.



Fig. 10. Schema des Herzens der Reptilien.

E Rechte Kammer. *F* Linke Kammer. Uebrige Bezeichnung wie Fig. 8.

das aus der rechten Vorkammer in die Kammer einströmende, also rein venöses Blut aufnehmen, wodurch die Partialathmung ergiebiger wird. Noch weiter geht in dieser Hinsicht der Kreislauf der Reptilien, bei welchen die Bulbusscheidewand sich, wenn auch unvollkommen, in die Kammern hinein fortsetzt, so dass ähnlich wie bei den Warmblütern, zwei Kammern existiren; die rechte, vorzugsweise venöses Blut enthaltende, speist jetzt die Lungenarterien, ausserdem aber in der Regel den linken Aortenbogen, während der rechte, mit der linken Kammer kommunizirende Aortenbogen vorzugsweise arterielles Blut empfängt, die Aorta also gemischtes. Der Uebergang aus dieser Anordnung zu der der Vögel besteht einfach darin, dass die Scheidewand vollkommen wird und der linke Aortenbogen vergeht. Bei Säugethieren entspricht der bleibende Aortenbogen dem linken, welcher hier aber mit dem linken Ventrikel kommunizirt. Ueber die Beziehung der Aortenbögen zu den Kiemengefässen und deren embryonale Umwandlung beim Warmblüter s. Kap. XIV.

Die vorstehenden vier Schemata, in welchen venöser Gefässinhalt schwarz, arterieller weiss, gemischter schraffirt angedeutet ist, stellen das Gesagte dar.

Bei den Wirbellosen, wo meist kein abgeschlossenes Gefässsystem existirt, kommt ein eigentliches Herz mit Kammern und Vorkammern nur in wenigen Abtheilungen vor; in anderen ist nur ein offener, mit Klappen versehener Schlauch vorhanden (z. B. das Rückengefäss der Insekten); andere haben gar nichts dergleichen.

b. Die Pumpwirkung des Herzens.

Zur Beobachtung des Herzschlages, welcher sich nach aussen nur unvollkommen durch Herzstoss und Herztöne zu erkennen giebt (s. unten), muss die Brusthöhle geöffnet werden; Warmblüter, welche in Folge dieser Operation ersticken würden (Kap. II.), müssen durch künstliche Lufteinblasungen am Leben erhalten werden. Einigermassen kann das Herz auch ohne diese Gefahr, d. h. ohne Eröffnung der Pleurasäcke, durch Spaltung des Brustbeins und Herzbeutels freigelegt werden. Beim Menschen lässt sich der Herzschlag einigermassen mit Röntgen-Durchleuchtung beobachten.

Die rhythmischen Bewegungen des Herzens bestehen in einer abwechselnden Zusammenziehung der Vorkammern und Kammern. Die beiden Herzhälften arbeiten durchaus parallel und gleichzeitig. Während der Zusammenziehung (Systole) beider Vorkammern geschieht die Erschlaffung (Diastole) beider Kammern und umgekehrt; die Systole der Kammern folgt unmittelbar auf die der Vorkammern; dagegen bleibt nach der Kammersystole eine kleine Pause bis zur nächsten Systole der Vorkammern; die Systole der Vorkammern dauert ferner kürzere Zeit, als die der Kammern.

Die eigentliche Pumparbeit des Herzens besteht in der Systole der Ventrikel; der Anfang derselben vermehrt plötzlich den Druck ihres Inhalts, wodurch die Atrioventrikularklappen sich schliessen. Der Klappenverschluss wird durch die gleichzeitige Kon-

traktion der Papillarmuskeln noch befestigt, und die Zusammenziehung der Kammern presst nun deren Inhalt mit grosser Kraft in die Arterien. Sowie die Systole aufhört, verschliesst der hohe Druck in den Anfängen der Arterien die Semilunarklappen, so dass ein Rücktritt des Blutes in die erschlafften Ventrikel unmöglich ist. Ueber den Grad der Entleerung der Kammern s. unten sub 3 h.

Die Atrioventrikularklappen, rechts die Tricuspidalis, links die Bicuspidalis oder Mitralis, bestehen aus drei resp. zwei häutigen Platten, die mit breiter Basis an den Wänden der Grenzöffnung angewachsen, mit ihren freien Rändern und ihrer Ventrikeloberfläche durch die Chordae tendineae an den Mm. papillares und der Ventrikelwand befestigt sind. In der Ruhe liegen sie im leeren Herzen der Ventrikelwand an; im gefüllten flottiren sie wahrscheinlich im Blute. Sobald aber im Ventrikel ein höherer Druck herrscht als im Vorhof, treibt sie der Rückstrom nach oben, bläht sie auf, und da ihr Umschlagen in den Vorhof durch die Chordae verhindert ist, so werden ihre Vorhofsflächen längs der inneren Ränder aneinander gepresst, so dass ein vollständiger Verschluss zu Stande kommt. Auch den im Basaltheil der Klappen befindlichen Muskelfasern wird ein Antheil am Klappenschluss zugeschrieben (Paladino). Nur am kontrahirten oder todtenstarren Herzen ist der Klappenschluss vollständig (Krehl). — Die Bedeutung der Papillarmuskeln scheint zum Theil darin zu liegen (Hermann), dass sie die Annäherung zwischen Basis und Spitze des Ventrikels, welche die Chordae schlaff machen würde, durch ihre Verkürzung kompensiren. Ausserdem tragen sie wohl zum völligen Verschwinden des Lumens, also zur vollständigeren Entleerung der Kammern bei. Die Trabeculae carneae mögen den Anfang der Systole begünstigen; denn jede Wandmuskulatur arbeitet um so ungünstiger, je grösser der Krümmungsradius, also im Beginn der Kontraktion am ungünstigsten (Woods).

Die Semilunarklappen sind je drei am Umfange des Arterieneingangs angeheftete wagentaschenartige Häute. Dem in die Arterien einströmenden Blute setzen sie keinen Widerstand entgegen. Sobald aber der Druck in den Arterien grösser wird, als in den Ventrikeln, schlagen sie sich nach innen und stossen mit ihren Rändern aneinander, die nun einen dreistrahligen Stern bilden: in dieser Lage bilden sie einen festen Verschluss gegen die Ventrikel. Ueber den Moment der Oeffnung und des Schlusses dieser Klappen s. unten sub c.

Die Kraft der Herzkammer ist bisher nur beim Frosch gemessen worden. Der Druck, welchen sie überwinden kann, wird zu 80 (Dreser) bis 95 (Foderà) cm Blutsäule angegeben. Ueber die Arbeit des Herzens s. unten sub 3 h.

Während der Diastole der Kammern füllen sich dieselben aus den Vorhöfen wieder mit Blut. Früher glaubte man, dass letzteres durch die Systole der Vorhöfe eingepresst werde, indess ist eine pumpenartige Wirkung der Vorhöfe unverständlich, weil dieselben keine Eingangsklappen an den Venenmündungen haben (ausser an der grossen Koronarvene die unvollkommene Valvula Thebesii); auch würde der Zweck zweier hintereinander arbeitenden Pumpenstiefel unbegreiflich

sein. Viel verständlicher ist die (zuerst von Skoda ausgesprochene) Ansicht, dass die Vorkammer nur ein Venenende mit variablem Lumen darstellt, welches es ermöglicht, dass das Venenblut ununterbrochen in das Herz einströmt, indem während des Schlusses der Atrioventrikularklappen der Vorhof sich erweitert, und nach Oeffnung derselben das unterdess beherbergte Blutquantum durch eine Systole nachträglich in den Ventrikel ergiesst. Für diese Ansicht spricht erstens, dass die Venen nur geringe Spuren kardialer Pulsation zeigen (s. unten), und zweitens, dass der Vorhof bei der Systole nie wirklich blutleer wird. Vielmehr scheint er bei der Systole nur sich zu einem gemeinsamen Stamm der einmündenden Venen zu verengern, und nur das Herzohr, welches auch einen dafür geeigneten trabekulären Bau besitzt, wirklich sich vollkommen zu entleeren.

Fig. 11.

Das Schema Fig. 11 stellt eine nach Art des Herzens wirkende Pumpe dar, welche durch den vorgesetzten Stiefel *A*, dessen Querschnitt nur halb so gross ist als der von *B*, den Strom im Saugrohr *a* trotz des Pumpens konstant hält. *B* ist die dem Ventrikel entsprechende eigentliche Pumpe mit ihren beiden Klappen *c* und *d*. Hätte *A* denselben Querschnitt wie *B*, so würde die Einsaugung aus *a* dadurch, statt auf die Zeit des Kolbenhubs in *B* (wie es ohne die Vorkammer *A* sein würde), auf die Zeit des Niedergangs in *B* verlegt; auf das Herz übertragen würde dies heissen, dass die venöse Ansaugung durch die Vorkammer auf die Zeit der Ventrikelsystole statt auf die der Diastole verlegt würde. Hat aber *A* genau den halben Querschnitt von *B*, so wird die Einsaugung genau gleichmässig auf Diastole und Systole von *B* vertheilt. Ein ähnliches Verhältniss ist beim Herzen anzunehmen, da die venöse Einströmung ununterbrochen ist, und die Vorkammer bei allen Herzen ein beträchtlich kleineres Lumen hat als die Kammer.

Dass dabei jede Vorhofskontraktion den Druck in der Kammer etwas erhöht und auch auf die unmittelbar angrenzenden Venenabschnitte (bis zu den nächsten Klappen) etwas zurückwirkt (François-Franck), kann die wesentlich kompensatorische Bedeutung der Vorhöfe nicht widerlegen. Beim Frosche sieht man übrigens, wenn das Herz sehr langsam schlägt, ganz direkt, dass jede Vorhofssystole die Kammer etwas stärker füllt (so dass deren trabekulärer Bau durch Füllung der Zwischenräume mit Blut sichtbar wird). Grade hier aber ist evident, dass die Kammer sich schon in der Pause, lange vor der Vorhofssystole, gefüllt hat. Die mechanische Bedeutung der Vorhöfe und des dem rechten Vorhof noch vorgeord-

neten, ebenfalls pulsirenden und klappenlosen Sinus venosus, sowie des nach dem Ventrikel sich selbstständig kontrahirenden Aortenbulbus ist hier weniger klar; der ganze Ablauf der Pulsation vom Venensinus bis zum Aortenbulbus erinnert noch an den Embryonalzustand, wo das Herz (auch bei Säugern) ein Schlauch ist, in welchem jede Kontraktion vom venösen bis zum arteriellen Ende peristaltisch fortschreitet.

Es bleibt nun noch die eigentliche Ursache des Bluteinströmens in das erschlaffte Herz zu untersuchen. Die Hauptursache des Bluteintritts liegt jedenfalls in dem Umstande, dass das Herz und die Gefässstämme unter dem negativen Druck des Thorax stehen (s. die Lehre von der Athmung). Aber auch bei weit geöffnetem Thorax weist ein in die Kammer eingeführtes Manometer einen negativen Druck auf, wenn es ein nach dem Herzen sich öffnendes Ventil enthält (z. B. die Kugel *k* in Fig. 12), also den Minimaldruck anzeigt (Goltz & Gaule). Es ist also bewiesen, dass die Kammer selbst bei der Diastole saugend wirkt. Man hat versucht, diese Saugkraft davon herzuleiten, dass die aus den Sinus Valsalvae der Aorta entspringenden Koronararterien wegen der Semilunarklappen nur während der Diastole der Kammer injizirt werden, und durch die Injektion die Kammerwand gleichsam erigiren und entfalten (Selbststeuerung des Herzens, Brücke). Diese Ansicht ist widerlegt, indem die Klappen die Koronararterien nicht verschliessen, letztere auch während der Systole spritzen, und ihre Injektion das Kammerlumen eher verkleinert als vergrössert. Wahrscheinlicher ist, dass die blosse Elastizität der erschlafften Kammer ein Lumen herstellt (L. Fick). Die von italienischen Autoren vertretene Ansicht einer aktiven Diastole, d. h. einer der Kontraktion entgegengesetzten Muskelwirkung, sei hier nur erwähnt.

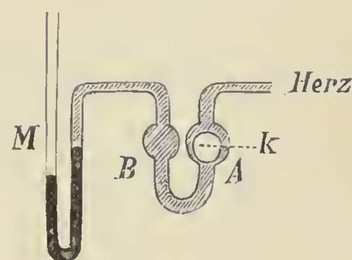


Fig. 12.

Die Saugkraft in der linken Kammer kann bei offenem Thorax bis 20 mm Hg gehen (Goltz, Rolleston). Zum Beweise einer diastolischen Saugkraft wird auch angeführt, dass zur Verhinderung der diastolischen Erweiterung der Kammer ein äusserer Druck im Herzbeutel nöthig ist, welcher höher ist als der gleichzeitige Innendruck, die Kammerwand müsse also eine diastolische Kraft besitzen, welche in der Differenz beider Drücke ihren Ausdruck findet (Stefani). Beim Frosche muss aber zur Diastole ein innerer Ueberdruck von 0,4—1 cm H_2O vorhanden sein (Roy, Tunnicliffe).

Führt man in das Herz eine Röhre ein, welche mit einem schreibenden Manometer von möglichst geringer Trägheit verbunden ist, so kann man die zeitliche Veränderung des Druckes im Innern verfolgen

(innere Kardiographie, CHAUVEAU & MAREY). Fig. 13 stellt so gewonnene Druckkurven vom Pferdeherzen dar.

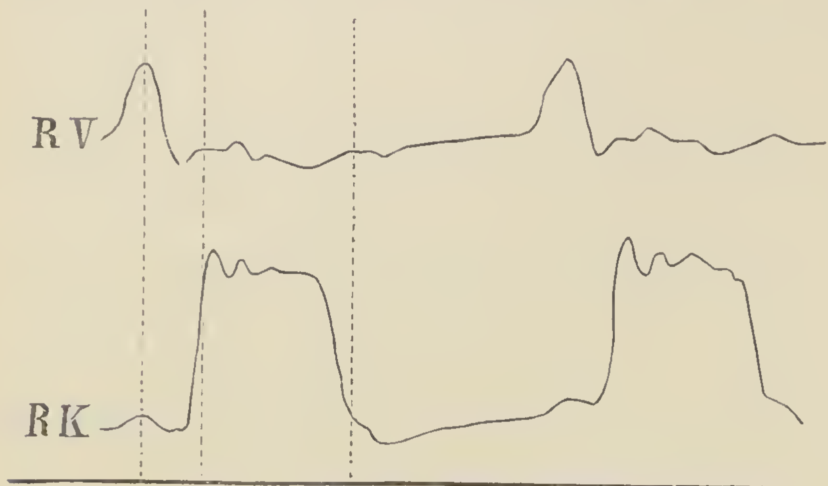


Fig. 13.
Druckkurven des rechten Vorhofs *(R. V.)* und der rechten Kammer *(R. K.)* vom Pferde. Die vertikalen Linien verbinden gleichzeitige Momente.

In die rechte Vorkammer kann eine Metallröhre leicht von den Halsvenen aus eingeführt werden; auch kann man sie bis in die rechte Kammer vorschieben. In die linke Kammer gelangt man von der Karotis aus in dem Momente, wo die Semilunarklappen offen sind. Auch hat man Röhren durch das Herzfleisch bis in das Lumen eingeführt. — Quecksilbermanometer zeigen wegen ihrer Trägheit nicht den vollen Kammerdruck an (FICK), wenn nicht ein nach dem Manometer sich öffnendes Ventil eingeschaltet wird (GOLTZ); man braucht hierzu nur die Kugel *k* (Fig. 12) in den Schenkel *B* zu bringen, oder den Apparat *AB* umgekehrt einzuschalten. — Das horizontale obere „Plateau" der Kammerdruckkurve wird von Manchen für eine Täuschung durch Mängel der Methode gehalten.

Die Arbeitsleistung und die Kapazität des Herzens kommen im Folgenden gelegentlich zur Sprache (sub 3 h).

c. Die Herztöne.

Sowohl am blosgelegten Herzen, wie am Thorax in der Herzgegend, hört man mit dem aufgelegten Ohre oder mittels des Stethoskops je zwei schnell aufeinanderfolgende Töne, die Herztöne. Der erste (systolische) Herzton ist dumpf, am stärksten in der Gegend der Kammern hörbar, und hält so lange an wie die Systole der Kammern. Einige schreiben ihn den Schwingungen der gespannten membranösen Atrioventrikularklappen zu. Andere erklären ihn für das Muskelgeräusch des Herzens (s. die Muskelphysiologie). Dass das letztere daran betheiligt ist, ergiebt sich daraus, dass man auch am ausgeschnittenen blutleeren Herzen noch den systolischen Ton hört (LUDWIG & DOGIEL), dass er ferner nicht ausbleibt, wenn man durch eingeführte Instrumente den Klappenschluss verhindert (KREHL), oder die Vorhöfe von den Kammern abklemmt (KASEM-BECK), dass er endlich bei verblutenden Thieren noch vorhanden ist, nachdem jeder Klappenschluss und somit auch der zweite Herzton aufgehört hat (KREHL). Mit geeigneten Resonatoren soll man einen kurzen hohen Klappenton und

einen langen tiefen Muskelton nebeneinander im ersten Herzton wahrnehmen können (Wintrich). Auch der Oeffnung der Semilunarklappen hat man den ersten Herzton zugeschrieben (Quain).

Der zweite (diastolische) Herzton folgt dem ersten unmittelbar, und fällt in den Anfang der Kammerdiastole. Er ist kürzer und heller, am stärksten an den Ostia arteriosa, wird durch die grossen Arterien fortgeleitet, und rührt jedenfalls von dem plötzlichen Schlusse der Semilunarklappen her, an deren Schlussfähigkeit er gebunden ist (Williams).

Der zweite Herzton gestattet, den Moment des Semilunarklappenschlusses genau festzustellen. Man hat daher die Herztöne auf der Herzstosskurve (s. unten) nach dem Gehör verzeichnet (Martius u. A.), und sie auch automatisch mittels des Mikrophons zu registriren versucht, indem man den sekundären Mikrophonstrom einen schreibenden Muskel reizen (Hürthle) oder auf einen schreibenden Elektromagneten (v. Holowinski) oder ein Kapillarelektrometer wirken liess, dessen Schwankungen photographirt werden (Einthoven & Geluk). Genauer kann man den Moment des Semilunarklappenschlusses durch einen in das Ostium aortae eingeführten elektromagnetischen Kontakt verzeichnen (Chauveau), in Verbindung mit gleichzeitiger Druckaufzeichnung in der Kammer. Der erste Herzton fällt in den Fusspunkt des aufsteigenden Schenkels, was für die Muskeltontheorie gedeutet wird (Hürthle), der zweite, also der Semilunarklappenschluss in den Beginn oder Verlauf des absteigenden Schenkels der Kammerdruckkurve Fig. 13.

Auch der Moment der Oeffnung der Semilunarklappen lässt sich durch ein Differentialmanometer feststellen, auf welches Kammer- und Aortendruck gleichzeitig wirken; der erstere erreicht den letzteren beim Hunde erst 0,02 Sek. nach Beginn der Systole; diese Zeit (Anspannungszeit) braucht also die Kammer, um die Klappen zu öffnen (Hürthle).

d. Der Herzstoss und die äussere Kardiographie.

An der Brust sieht und fühlt man bei jeder Ventrikelsystole in der Gegend der Herzspitze eine Erhebung oder Erschütterung der Weichtheile, den Herzstoss oder Spitzenstoss, herrührend von einer systolischen Vordrängung der Herzspitze. Genauer liegt die Stossstelle im fünften, seltener im vierten Interkostalraum (nach Namias umgekehrt häufiger im vierten, besonders bei Frauen), etwas einwärts von der Vertikale der Brustwarze. Bei den verschiedenen Körperstellungen ändert die Stelle sich etwas, entsprechend den geringen Verlagerungen des Herzens durch die Schwere. Für den Herzstoss werden folgende Erklärungen gegeben: 1. (Ludwig) Der schiefe abgeplattete Kegel, den die erschlafften Ventrikel darstellen, geht durch die Systole in einen graden mit runder Basis über; die Aufrichtung der schief nach unten

und vorn zielenden Axe muss die Herzspitze nach oben und vorn drängen. 2. (Gutbrod, Skoda) Das systolische Ausströmen des Blutes nach hinten und oben bewirkt, nach dem Prinzip der Erhaltung des Schwerpunkts, einen Reaktionsstoss nach vorn und unten. 3. (Bamberger) Die Dehnung der sich füllenden Arterienstämme muss das Herz in gleicher Richtung zurückdrängen; zugleich wird ihre spiralige gegenseitige Umwinduug eine geringe Drehung des Herzens bewirken (Kornitzer); eine ähnliche Drehung wird auch am ausgeschnittenen Herzen beobachtet, so dass vielleicht die spiralige Anordnung der Muskeln (p. 62) betheiligt ist (Oehl).

Durch Anlegen eines mit einer Pelotte versehenen Luftkissens an die Stelle des Spitzenstosses und durch Verbindung des Luftkissens mit einer registrirenden Membran (vgl. p. 2) kann man Kurven gewinnen, welche über den zeitlichen Verlauf der Herzbewegung Aufschluss geben (äussere Kardiographie). Dieselben zeigen als Haupterscheinung eine der systolischen Vortreibung der Herzspitze entsprechende steile Erhebung. Der genauere Verlauf der Kurven ist aber wegen der zwischenliegenden dicken und unregelmässig gebauten Brustwand äusserst inkonstant, und daher alle auf diese Kurven gegründeten Schlüsse streitig. Etwas direktere Resultate erhält man in Fällen von Fissura sterni, wo die zwischenliegenden Weichtheile dünn und nachgiebiger sind, oder durch Anlegen von Schreibhebeln an das blosgelegte Herz von Thieren. Endlich kann auch die Registrirung der Druckschwankung im Herzbeutel oder der Volumschwankung in künstlichen Behältern, in welche das Herz eingeführt wird, kardiographische Kurven liefern (Herz-Plethysmographie).

Gute Herzstosskurven scheinen mit der Druckkurve der Kammern (p. 68) übereinzustimmen (Chauveau & Marey, Hürthle, Fredericq). Die hauptsächlichsten Fragen, welche man an der Hand beider Arten von Kurven zu lösen versucht hat, sind: 1) die Dauer der Systole und der Diastole der Vorkammern und der Kammern: 2) die Frage, ob die Vorkammersystole ein Blutquantum in die Kammer einpresst; 3) die Frage, ob die Kammer schon beim Beginn ihrer Systole Blut austreibt, oder Zeit braucht, um die Semilunarklappen zu öffnen (s. oben p. 69), ferner ob sie sich bei der Systole vollständig entleert (s. unten sub 3h): 4) die Frage nach der Natur des ersten Herztons und des Spitzenstosses. Für keine dieser Fragen ist auf dem angegebenen Wege eine endgültige Lösung gefunden worden, obwohl man den Moment der Klappenschlüsse auf die Kurve zu übertragen gesucht hat (p. 69). Es wird daher auf die betreffenden zahlreichen Angaben hier nicht eingegangen. Die Angaben über die Dauer der Kammersystole schwanken zwischen 35 und 42 pCt. der ganzen Periode.

c. Die Pulsfrequenz.

Die Frequenz der Herzschläge wird, weil sie am bequemsten am Arterienpulse gezählt wird (s. unten), gewöhnlich Pulsfrequenz genannt. Sie beträgt im Mittel beim Erwachsenen 72 in der Minute; beim Fötus ist sie sehr gross (140 kurz vor der Geburt) und sinkt bis zum 21. Jahre. Bei Männern ist sie um einige Schläge geringer als bei Weibern, bei grossen Personen geringer als bei kleinen (ähnlich auch in der Säugethierreihe, z. B. Pferd: männlich 30, weiblich 40, neugeboren 100—120; Rind 35—42; Schaf 68—80; mittlerer Hund 90—100; Kaninchen 140 und mehr).

Die wirkliche Pulsfrequenz ist sehr veränderlich. Sie wird erhöht durch Wärme, Muskelanstrengung, vertikale Körperstellung (auch passiv, ohne Muskelarbeit, z. B. wenn die Person auf ein drehbares Brett geschnallt ist), während der Verdauung, und ist auch beim Hungernden von der Tageszeit etwas abhängig (ein Maximum nach dem Aufstehen, ein zweites Nachmittags). Ausserdem wirken Gemüthsbewegungen in mannigfachster Weise ein, endlich viele Arzneistoffe und Gifte. Ueber die Einwirkung des Nervensystems, welche die vorgenannten Einflüsse vermittelt, sowie über den Einfluss des Blutdrucks, s. unten sub 4 a.

3. Die Blutbewegung in den Gefässen.

a. Die Triebkraft und der Blutdruck im Allgemeinen.

Physikalische Vorbemerkungen. Bei jeder stationären Strömung durch ein Röhrensystem muss durch jeden Gesammtquerschnitt zu gleicher Zeit gleich viel Flüssigkeit gehen, die mittlere Geschwindigkeit in jedem Querschnitt also der Grösse des Querschnitts umgekehrt proportional sein. In den einzelnen Theilen desselben Gesammtquerschnittes kann die Geschwindigkeit ganz ungleich sein, seien es nun verschiedene neben einander angeordnete Aeste, oder die Schichten in einem einzigen Rohre. Das konstante Produkt aus der Geschwindigkeit v mit dem Gesammtquerschnitt ist das in der Zeiteinheit durchströmende Volumen (Sekundenvolum) V. Ist das System ein einziges cylindrisches Rohr vom Radius r, so ist

$$1)\ V = r^2 \pi v.$$

Als Ursache der Strömung, d. h. als Triebkraft kann man sich stets ein Reservoir von bestimmter Druckhöhe h denken. Bei freiem und widerstandslosem Ausströmen aus diesem Reservoir ergiebt sich die Geschwindigkeit v aus dem Toricelli'schen Theorem:

$$2)\ v^2 = 2gh,$$

worin g die Beschleunigung des freien Falles. An jeder einzelnen Rohrstelle aber kann man ebenfalls die vorhandene Geschwindigkeit als Resultat einer an der

gleichen Stelle herrschenden Triebkraft von der Höhe h nach derselben Formel betrachten („Geschwindigkeitshöhe").

Ausserdem übt aber die in einem Rohre strömende Flüssigkeit an jeder Stelle einen wirklichen Druck auf die Wand aus, vermöge dessen sie in einem an das Rohr angesetzten vertikalen offenen Rohre bis zu einer gewissen Höhe („Druckhöhe") aufsteigt, oder eine in dem angesetzten Rohre befindliche andere Flüssigkeit, z. B. Quecksilber, deren spezifischem Gewicht entsprechend, in die Höhe treibt. Offenbar ist die gesammte Triebkraft gleich der Summe von Geschwindigkeits- und Druckhöhe.

Die Druckhöhe ist derjenige Antheil der Triebkraft, welcher wegen der dem Ausfliessen entgegenwirkenden Widerstände sich nicht in Geschwindigkeit umsetzen kann; sie ist daher bei gleicher Triebkraft um so grösser, je grösser diese Widerstände. An der Ausflussstelle selbst ist sie Null, und weiter rückwärts an jeder Stelle um so grösser, je grösser die Summe der von dieser Stelle bis zum Ausfluss vorhandenen Widerstände. In einem gleichmässig weiten Rohre, das an jeder Stelle gleichen Widerstand bietet, fällt also der Druck gradlinig in der Richtung der Strömung ab, während die Geschwindigkeitshöhe an allen Stellen gleich gross ist. In ungleich weiten Röhren ist der Widerstand jedes Abschnittes um so grösser, je enger er ist; besondere, durch Wirbel und die damit verbundene besondere Reibung bedingte Widerstände finden sich ausserdem an Stellen, wo das Rohr sich krümmt oder knickt, sich plötzlich verengt oder erweitert, und wo es sich verzweigt. Die Kurve des Drucks längs des Rohres lässt überall an der Steilheit ihres Gefälles die Grösse des örtlichen Widerstandes erkennen, da jeder Widerstand rückwärts den Druck erhöht und vorwärts ihn vermindert. Man kann sagen, dass die Triebkraft durch die Widerstände längs des Rohres immer mehr aufgezehrt wird.

In den Figuren 14 und 15 sind diese Verhältnisse für eine gleichmässig weite Röhre ab und für eine ungleichmässige ck schematisch dargestellt. Die Druck-

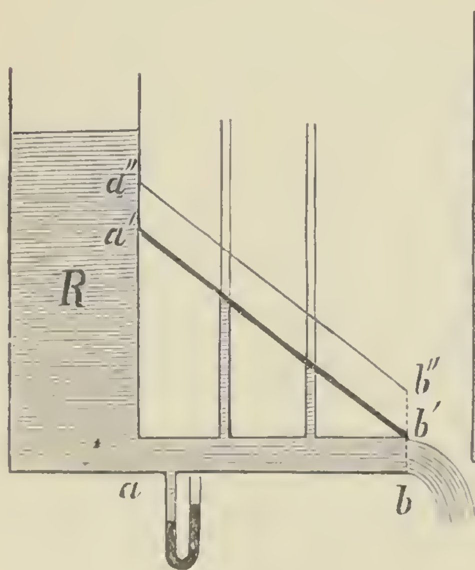


Fig. 14.

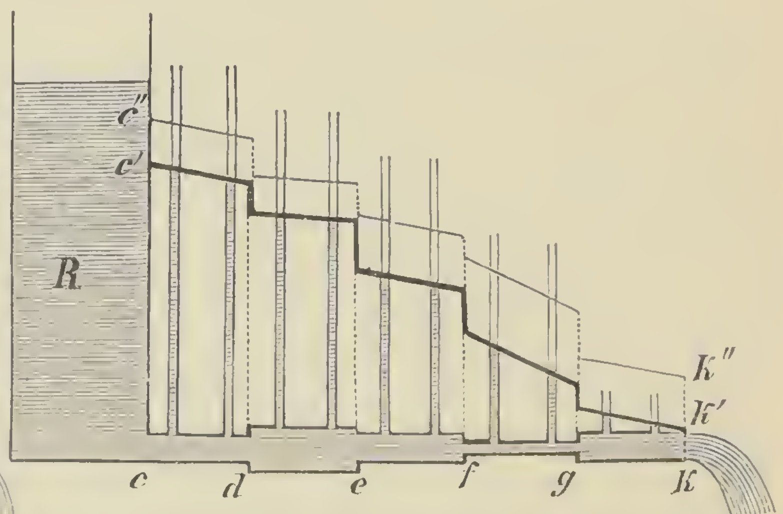


Fig. 15.

höhen sind gleich den Steighöhen in den Manometerröhren. Ihre oberen Enden liegen für ab in einer geraden Linie $a'b'$, für ck dagegen in der geknickten Linie $c'k'$. In letzterer entsprechen die plötzlichen Abfälle den besonderen Wirbelwiderständen an den Stellen d, e, f, g; ein analoger Widerstand liegt an den Stellen a.

resp. c. Die Steilheit der Linie ck ist für die gleichweiten Abschnitte cd, ef, gk dieselbe, für die weitere Strecke de geringer, für die engere fg grösser. Wird zu jeder Druckhöhe noch die Geschwindigkeitshöhe hinzugefügt, welche für ab überall dieselbe ($b'b''$), für ck dagegen in den weiteren Abschnitten kleiner, in den engeren grösser ist, so entstehen die Linien $a''b''$, resp. $c''k''$, welche also die Triebkräfte angeben. Die Wasserhöhe im Reservoir R ist jedesmal grösser als die Triebkraft aa''. resp. cc'' im nächsten Rohrtheil (wegen des Widerstands in a und c).

Für kapillare Röhren wird der Einfluss der Rohrlänge l und des Radius r auf das bei der Reservoirhöhe h ausströmende Volum V durch die empirisch gewonnene Poiseuille'sche Formel

$$3)\ V = k.\frac{r^4}{l}.h$$

ausgedrückt, worin k eine von der Temperatur und den Substanzen von Rohr und Flüssigkeit abhängige Konstante. Aus (1) und (3) folgt für Kapillarröhren

$$4)\ v = \frac{k r^2 h}{\pi l},$$

d. h. die Geschwindigkeit ist dem Quadrate des Radius, also dem Querschnitt und nicht dem Umfang proportional, woraus folgt, dass der Widerstand nicht allein von der Reibung an der Wand, sondern auch von inneren Reibungen der Flüssigkeitstheilchen herrührt; in der That reibt sich jede Flüssigkeitsschicht an der nächst äusseren, und die die Wand benetzende Schicht kann als stillstehend betrachtet werden, während die Axenschicht am schnellsten strömt. Die mittlere Geschwindigkeit berechnet sich etwa halb so gross wie die maximale (v. Kries).

Die Konstante k in den obigen Formeln wird als Transpirationskoëffizient bezeichnet (Haro). Setzt man sie für Wasser in Glaskapillaren = 1, so ist sie für Hundeblut in gleichen Röhren 0,27, für menschliches Blut 0,41 (C. A. Ewald), oder der Widerstand des Blutes ist $2^1/_2$—$3^1/_2$ mal so gross wie der des Wassers. Durch Wärme wird er vermindert (nach Lewy erst oberhalb 45°), und durch Zusätze stark verändert. Für rhythmische Strömung scheint der Widerstand der Kapillaren kleiner zu sein als für kontinuirliche (Kronecker & Hamel).

Der Blutkreislauf besteht in einer nur annähernd stationären Strömung; er wird nämlich durch die rhythmisch wirkende Herzpumpe bewirkt, und in den Arterien zeigt sich eine dem Herzrhythmus entsprechende Druckschwankung, der Puls. Betrachtet man indess statt der kleinsten Zeittheilchen etwas grössere Zeiten, so kann man die Blutströmung als stationär bezeichnen, insofern in denselben genau soviel Blut durch eine Herzhälfte wie durch jeden anderen Gesammtquerschnitt des Gefässsystems strömt. In den Kapillaren ist die Strömung wirklich gleichmässig, das Herz pumpt also im Ganzen so viel Blut rhythmisch aus den Venen in die Arterien über, wie durch die Kapillaren gleichmässig aus den Arterien in die Venen fliesst. Auch muss, da beide Herzhälften genau synchronisch arbeiten, jede Systole des rechten und des linken Ventrikels genau gleich viel Blut in die zugehörige Arterie treiben.

Der durch eingesetzte Manometer messbare **Blutdruck** nimmt vom Herzen aus längs den Arterien ab, und ist in den Kapillaren und Venen beträchtlich kleiner, als in den Arterien. Da der Widerstand der Verzweigungsstellen und der engen Röhren besonders gross ist, so ist der hohe Blutdruck der Arterien aus dem grossen Widerstande der Kapillaren leicht erklärlich (s. oben).

Die Umsetzung der **rhythmischen** Triebkraft des Herzens in die **kontinuirliche** Strömung der Kapillaren wird durch die **Elastizität der Arterien** ermöglicht und bedingt. In einem starren, unelastischen System müsste jede Systole die ganze Blutsäule vor sich herschieben, dies würde bei den vorhandenen Widerständen eine ungeheure Kraft erfordern.

In einem elastischen Rohre entspricht dem lokalen Seitendruck eine Erweiterung des Lumens durch Dehnung der Rohrwand, und bei stationärer Strömung ist der Dehnungsgrad der Rohrstellen dem Druckgefälle entsprechend. Hört die Triebkraft auf, so bewirkt die elastische Kraft der gedehnten Rohrstellen noch weiteres Ausfliessen, bis der Gleichgewichtszustand erreicht ist, d. h. die Triebkraft wird nicht unmittelbar ganz in Strömungsarbeit umgesetzt, sondern ein Theil als elastische Kraft aufgesammelt. Eine einzelne plötzliche Eintreibung in ein solches Rohr bewirkt zunächst eine lokale Ausdehnung, deren Elastizität dann eine Strömung hervorruft, bis zur Herstellung des Gleichgewichtszustandes durch Ausfluss des eingetriebenen Quantums. Folgen sich solche Eintreibungen in kürzeren Intervallen als zur Ausgleichung erforderlich sind, so vermehrt jede Eintreibung die Ausdehnung, zugleich aber die Strömungsgeschwindigkeit, und bei regelmässigem Rhythmus stellt sich ein dynamischer Gleichgewichtszustand her, in welchem die Ausflussmengen den eingetriebenen Mengen gleich sind, wenn von der Vertheilung auf die Zeit abgesehen wird. Einen solchen Zustand stellt das Arteriensystem während des Lebens dar, ebenso das Ausflusssystem einer Feuerspritze mit Windkessel, dessen elastischer Luftinhalt dieselbe Rolle spielt wie die elastische Arterienwand.

Die Strömung in einem solchen System ist nicht stationär, sondern abwechselnd schneller und langsamer. Die **Periodizität der Geschwindigkeit und des Druckes** ist an der Eintreibungsstelle am stärksten ausgeprägt, und nimmt längs dem Rohre in dem Grade ab, dass sie in einer gewissen Entfernung unmerklich wird. Der Grund hiervon liegt darin, dass jeder Widerstand die Ausgleichung der elastischen Spannungen verzögert und in Folge dessen auf die Schwankung **dämpfend** wirkt. Das Arteriensystem zeigt also in allen seinen Theilen eine Schwankung der Strömungsgeschwindigkeit, des Druckes und der Rohrweite, deren Periode überall die gleiche und mit der des Herzschlages gleich ist, deren Amplitude aber wegen der zunehmenden Dämpfung vom Herzen nach den Kapillaren zu beständig abnimmt, nach demselben Gesetze wie das Gefälle des (mittleren) Druckes selbst. Hinter **besonders** grossen Widerständen fällt diese Schwankung ganz fort; so kann man z. B. die Pulsschwankung im Manometer durch einen eingeschalteten engen Hahn beseitigen (Setschenow).

Die Phasen dieser Schwankung sind aber längs dem Arteriensystem nicht

gleichzeitig, sondern haben eine wellenförmige Succession, da die zu Grunde liegende Ausgleichung der elastischen Spannungsunterschiede Zeit erfordert. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit solcher Wellen hängt von der Natur und Weite des Rohrs und der Flüssigkeit ab. Sie ist (nach Moens)

$$c = k \cdot \sqrt{\frac{g E a}{s d}},$$

worin k eine Konstante, E die Elastizität der Rohrsubstanz, a die Wanddicke, d der Rohrdurchmesser, s das spezifische Gewicht der Flüssigkeit und g die Fallbeschleunigung bedeutet. Für Kautschukschläuche beträgt sie 10—18 m (nach E. H. Weber und Anderen). Vom Drucke ist sie nur insoweit abhängig, als dieser den Elastizitätskoëfficienten beeinflusst; also nicht bei solchen Röhren, welche sich dem Druck proportional dehnen; wächst die Dehnung langsamer als der Druck, so nimmt die Wellengeschwindigkeit mit dem Drucke zu, im entgegengesetzten Falle ab (Grunmach). Vgl. auch unten p. 77 f.).

Ein vollständiger Einblick in die Natur der arteriellen Blutströmung würde nur durch eine mathematische Theorie zu gewinnen sein, welche ihrer Schwierigkeit wegen noch nicht einmal durchgeführt ist. Aus den Untersuchungen von Th. Young, W. und E. H. Weber ist Folgendes zu entnehmen. Wird ein mit Flüssigkeit erfüllter elastischer Schlauch an einem Ende plötzlich zusammengedrückt und wieder losgelassen, so läuft eine mit Erweiterung verbundene Drucksteigerung, welcher eine mit Verengerung verbundene Druckverminderung unmittelbar folgt, wellenförmig über den ganzen Schlauch ab; wir haben eine Berg- und Thalwelle. Jedes Flüssigkeitstheilchen legt dabei eine in sich geschlossene Bahn

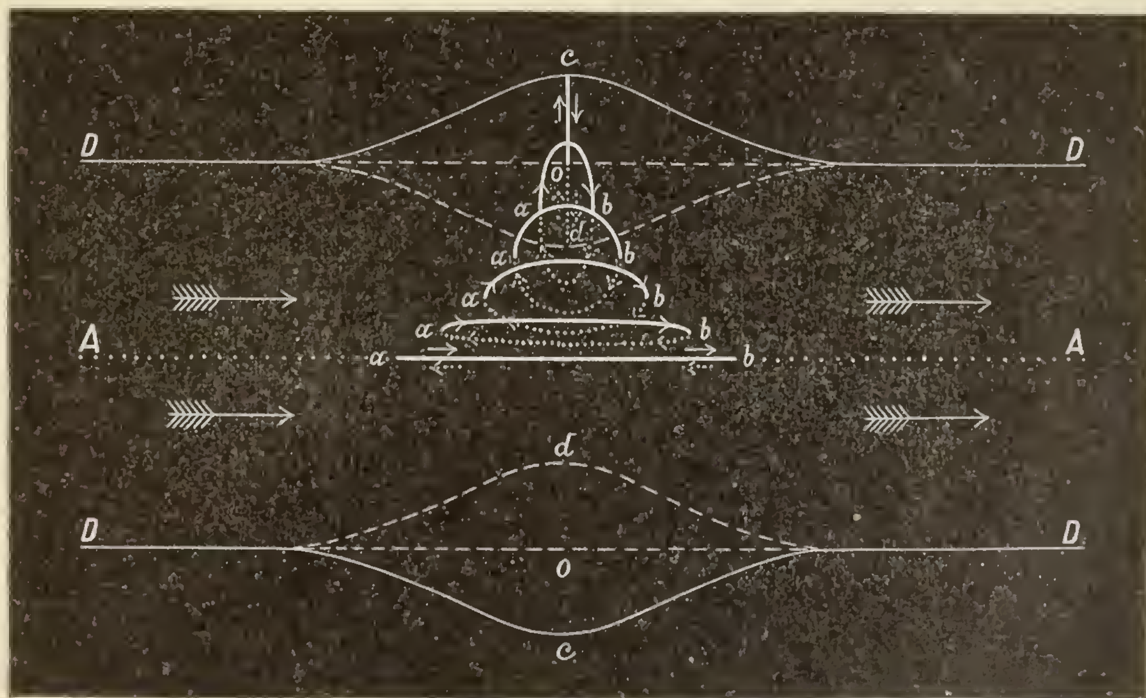


Fig. 16.

zurück, welche in Fig. 16 für die eine Hälfte des Schlauchlängsschnitts $DDDD$ schematisch dargestellt ist; diese Bahnen ab sind Ellipsen, welche nach der Axe (AA) zu immer gestreckter werden, und in der Axe selbst in eine hin und her gehende grade Linie übergehen; umgekehrt nach der Wand zu werden die Ellipsen

immer kürzer und höher und gehen an der Wand selbst in eine radiale grade Linie *cd* über. (*DcD* ist also der Wandzustand zur Zeit des Wellenbergs, *DdD* zur Zeit des Wellenthals, *DoD* in der Ruhe.) Eine definitive Verlagerung der Theilchen, eine nutzbare Strömung findet dabei also nicht statt. Folgt dagegen der Kompression des Schlauchanfangs keine Entlastung, oder wird erstere durch definitive Eintreibung eines Flüssigkeitsquantums ersetzt, so folgt der Bergwelle keine Thalwelle. Die Bahnen der Theilchen bestehen jetzt nur in der äusseren, in Fig. 16 ausgezogen dargestellten Hälfte der Ellipsen (von *cd* bleibt nur die Hälfte *oc* übrig, welche hin und zurück durchlaufen wird): jedes Theilchen rückt also definitiv um eine Strecke vor, welche in der Axe am längsten, an der Wand selbst Null ist. Die Geschwindigkeit ist also in den Schichten verschieden, und die unten (sub c) betrachtete die mittlere. Auch variirt die Geschwindigkeit jeder Schicht mit der Zeit, sie ist beim Durchgang des Maximums der Pulswelle am grössten. (Zu der Figur ist noch zu bemerken, dass die Länge der Pulswelle und der Blutverschiebung im Verhältniss zum Gefässkaliber viel zu klein dargestellt werden mussten und auch unter einander nicht das wahre Verhältniss haben.) Nur die nicht punktirten Linien der Figur gelten also für den Kreislauf; es ist aber ferner zu berücksichtigen, dass die Verzweigung und Erweiterung des Gefässsystems nach der Peripherie und die allmähliche Amortisation der Pulswelle, d. h. der Uebergang der periodischen in continuirliche Strömung, den wirklichen Vorgang ausserordentlich komplizirt. Ferner wird möglicherweise durch die Plötzlichkeit der systolischen Eintreibung der Blutmasse eine Geschwindigkeit ertheilt, welche vermöge der Trägheit eine gewisse Entleerung des Anfangsstücks bewirkt; dies müsste eine rudimentäre Thalwelle bewirken, welche dem Gipfel der Pulswelle nachfolgt (Moens; vgl. unten p. 79). In einem einfachen geschlossenen Rohre würden endlich die Wellen am Ende mit gleicher Phase reflektirt werden und rückwärts ablaufen, was am Arteriensystem wahrscheinlich durch die allmähliche Amortisation verhindert wird (s. auch unten sub d. 1).

b. Der arterielle Blutdruck.

Die Messung des Blutdrucks geschieht durch das gewöhnliche offene Manometer, mit Quecksilber als Flüssigkeit (bei sehr kleinen Thieren auch wohl Wasser, oder das Blut selbst). Die Niveaudifferenz beider Schenkel stellt den Ueberdruck in der Arterie über den Luftdruck dar, welchen man kurz als Blutdruck bezeichnet. Zwischen Blut und Quecksilber wird zur Verhütung der Gerinnung eine Lösung von Soda oder Magnesiumsulphat eingeschaltet, oder vielleicht Peptonlösung in die Gefässe gespritzt u. dgl. (p. 54).

Eine andere Methode der Druckmessung, welche in neuerer Zeit ausgebildet worden ist (Marey, Waldenburg, Potain, v. Basch, Talma, Roy & Brown) besteht in äusserer Kompression der Arterie bis zur Unterdrückung der Pulsschwankungen; der hierzu erforderliche Druck wird dem in der Arterie herrschenden (mit zweifelhaftem Rechte) gleichgesetzt. Die hierauf beruhenden Apparate (Tonometer, Angiometer, Sphygmomanometer) haben den Vortheil, auch an Menschen anwendbar zu sein, wo das Manometer nur ausnahmsweise (bei Amputationen) applizirt werden kann.

v. Basch's Sphygmomanometer besteht in einer mit Wasser gefüllten Kautschukpelotte, welche der Arterienstelle angedrückt wird: der aufgewendete Druck wird dadurch gemessen, dass das eingeschlossene Wasser mit einem passenden Quecksilber- oder Metall-Manometer kommunizirt. Der Druck wird soweit getrieben, bis der Puls unterhalb der komprimirten Stelle verschwindet. Nach Potain ist dieser Druck um 1—2 cm Hg höher als der Maximumdruck der Arterie.

Bei Kompression eines endständigen. Gefässgebietes, z. B. des Fingers, durch Umgebung mit komprimirter Flüssigkeit, verschwindet der Puls selbst bei dem Doppelten des arteriellen Druckes nicht (Marey). Hier ist er vermuthlich am grössten, wenn der Aussendruck dem Innendruck gleich ist. Hierauf beruht Mosso's Sphygmomanometer, welches den Aussendruck so weit zu erhöhen gestattet, bis er die stärksten Pulsationen zeigt; der jetzige Druck wird als Innendruck angesehen. Man hat auch angegeben, dass, wenn Gleichheit von Aussen- und Innendruck hergestellt ist, die Pulsationen der entspannten Arterienwand von der Haut gefühlt werden, und hierauf ein Verfahren gegründet, durch Eintauchen der Hand in Quecksilber bis zu einer Tiefe, in welcher der Puls fühlbar wird, den Blutdruck zu bestimmen (v. Frey). Diese Methode, sowie einige andere (Hürthle u. A.) sind noch zu wenig erprobt.

c. Die örtlichen Verschiedenheiten des arteriellen Drucks.

Die Druckmessungen ergeben den schon p. 74 erwähnten Satz, dass der Druck mit zunehmender Entfernung vom Herzen abnimmt. In den kleinen Arterien ist er aber nur wenig kleiner als in der Aorta, weil die Hauptwiderstände erst in den feinsten Verzweigungen auftreten. Die absolute Höhe ist ferner in der gleichen Arterie im Allgemeinen um so höher, je grösser das Thier.

In der Karotis beträgt der Blutdruck: am Pferde über 300 mm Hg, am Schaf gegen 200, am Hunde gegen 170, an der Katze 150. Am Menschen ist er gelegentlich bei Amputationen in der Femoralis und Brachialis zu 110—120 mm bestimmt worden (Faivre), in den Unterschenkelarterien zu 100—160 mm (Albert), mit dem Sphygmomanometer in der Radialis zu 125—180 mm (v. Basch), und mit Mosso's Sphygmomanometer in den Fingerarterien zu 80—90 mm.

In der Lungenarterie (und im rechten Ventrikel) ist der Blutdruck viel niedriger als in der Aorta ($^1/_2$ Beutner, $^2/_5$ Goltz & Gaule, $^1/_7$ Knoll), was sich aus dem viel geringeren Widerstande der Lungenkapillaren im Vergleich zu den Körperkapillaren erklärt.

d. Die zeitlichen Verschiedenheiten des arteriellen Drucks.

1) Kardiale Periodik, Arterienpuls.

Der Puls der Arterien (p. 74 ff.) ist an den oberflächlich gelegenen dem Gefühl und Gesicht unmittelbar zugänglich. Er verschwindet, wenn die Arterie oberhalb der untersuchten Stelle in gewissem Grade komprimirt wird (vgl. p. 74). Der Puls ist mit dem Herzstoss nicht genau gleichzeitig, sondern zwischen beiden liegt eine mit der Entfernung der

Arterienstelle vom Herzen zunehmende Zeit (für die Karotis etwa 0,1, Radialis 0,17, Femoralis 0,16—0,19, Fussarterien 0,24—0,28 sec.). Hieraus berechnet sich eine Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Pulswelle von 6—9 m; aber ausserdem ergiebt sich, dass die Welle nicht im Momente des Herzstosses vom Herzen abgeht, sondern etwa 0,06—0,09 sec. später (Donders, Marey u. A.).

Der zeitliche Verlauf der Pulsschwankung wird am besten mit graphischen Apparaten ermittelt (Ludwig), welche entweder die manometrische Schwankung registriren (Kymographen) oder die Durchmesseränderung der Arterienwand (Sphygmographen), oder endlich die Volumschwankung eines ganzen Gliedes (Plethysmographen), an welcher freilich auch die Venenfüllung Antheil hat.

Der älteste (Ludwig'sche) Kymograph ist ein mit schreibendem Schwimmer versehenes Quecksilbermanometer. Wegen der Trägheit und geringen Reibung des Quecksilbers giebt das Instrument nur die Frequenz und Amplitude, nicht den zeitlichen Verlauf des Pulses, richtig wieder. Mehr aperiodisirte Apparate, d. h. solche ohne Eigenschwingungen gewinnt man durch Anwendung elastischer Manometer mit leichten Schreibhebeln, z. B. Bourdon'scher Federmanometer oder blosser Membranen von thierischem Stoff oder Kautschuk (Fick, Hürthle), selbst bis zu nur noch mikroskopischen Exkursionen, welche durch vergrössernde Hebel aufgeschrieben oder mit optischer Vergrösserung abgelesen werden (Marey). Aus der Kymographenkurve (Fig. 18) kann der mittlere Blutdruck entweder durch Aufsuchung der mittleren Ordinate einer Strecke der Kurve berechnet oder durch völlige Amortisirung der Manometerschwankungen mittels eingeschalteter Widerstände (vgl. p. 74) direkt dargestellt werden. Die mittlere Ordinate findet man am einfachsten durch Ausschneiden des Flächenstücks zwischen Kurve und Abscisse. Bestimmung seiner Grösse durch Wägung des Papiers, und Division derselben durch die Abscissenlänge.

Der von Vierordt erfundene Sphygmograph, welcher den grossen Vortheil der Anwendbarkeit am unversehrten Menschen hat, wurde erst brauchbar, als ihn Marey durch Leichtigkeit des Hebels und Gegenwirkung einer Feder aperiodisch machte, und ihm ein leichtes Uhrwerk unmittelbar anfügte. Dies Instrument liefert ein genaues Bild der Pulsschwankung. Ein ähnliches erhält man, wenn man auf die Pulsstelle ein Spiegelchen klebt, und einen von demselben reflektirten Lichtstrahl auf vorüberziehendes photographisches Papier wirken lässt (Bernstein).

Endlich kann man den Puls auch auf eine manometrische Flamme wirken lassen (Gassphygmoskop, Landois, S. Mayer) und deren Bewegungen photographiren (v. Kries).

Der Plethysmograph (Fick, Mosso) ist ein mit Wasser ganz gefülltes enges Gefäss, in welches eine Extremität oder ein noch mit dem Gefässsystem zusammenhängendes Organ (Milz, Niere) wasserdicht eingefügt wird; die im Wesentlichen vom Arterienpulse herrührenden Volumschwankungen verdrängen Wasser in ein kommunizirendes Rohr, dessen Niveaustand aufgeschrieben wird. Für Organe wie Milz und Niere wird das Gefäss möglichst eng anschliessend genommen und mit warmem Oel

gefüllt; die Innenwand desselben wird von einer feinen Membran gebildet, in welche das Organ gleichsam eingestülpt wird (Onkograph von Roy). — Die Schädelkapsel bildet für das Gehirn eine Art von natürlichem Plethysmographen, der nur durch eine künstliche Oeffnung mit einem Volumschreiber zu verbinden ist (Mosso). — Ueber die theoretische Verwendung der Volumkurven s. unten sub c.

Die Kurve des Pulses, wie sie durch den Marey'schen Sphygmographen oder elastische Kymographen verzeichnet wird, ist steil ansteigend und langsamer fallend. Der absteigende Schenkel besitzt noch eine variable Anzahl sekundärer Gipfel (Marey), der Puls ist mindestens doppelschlägig (dikrot), meist aber tri- oder tetrakrot (Fig. 17). Die

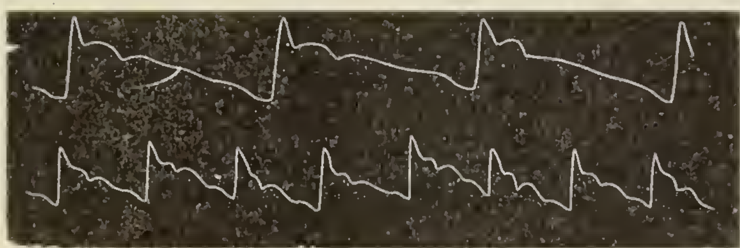


Fig. 17.
Sphygmographenkurven der menschlichen Radialis.

Ursache dieser sekundären Schwankungen liegt nicht etwa in den Apparaten, denn sie sind auch an dem Strahle spritzender Arterien zu beobachten (Landois). Ihre Erklärung ist noch nicht widerspruchsfrei festgestellt.

Einige Autoren deuten die erste (dikrotische) sekundäre Elevation als Wirkung der von den Kapillaren reflektirten Pulswelle (vgl. p. 76), wogegen eingewendet wird, dass sie bei Einschaltung eines Schlauches zwischen Aufnahmestelle und Kapillaren sich nicht zeitlich hinausschiebt (Bernstein). Ob sie an den dem Herzen näheren Arterienstellen vom Hauptgipfel entfernter ist, ist streitig. Da sich auch an gewöhnlichen elastischen Systemen ähnliche Erscheinungen zeigen, so ist es wahrscheinlicher, dass die dem Hauptgipfel folgende vorübergehende Senkung von einer durch die Trägheitssaugung (vgl. p. 76) bewirkten Thalwelle herrührt, und auch die folgenden Oscillationen der polykroten Kurven ähnlichen Ursprungs sind (Moens). Andere Erklärungen (Grashey, Fleming u. A.) sind komplizirter, enthalten aber ähnliche Elemente. Auch aus aktiven Kontraktionen der Arterienwand als Reaktion auf die plötzliche Blutdrucksteigerung hat man die Polykrotie zu erklären versucht (Roy). Endlich wird behauptet, dass schon die Herzkontraktion selbst den mehrgipfeligen Verlauf hat, welchen die Pulskurve wiedergiebt (Talma, Fredericq, vgl. auch Fig. 13, p. 68). Bei erhöhtem Blutdruck nähert sich die dikrotische Elevation dem Hauptgipfel (v. Frey & Krehl).

Der Betrag der Druckschwankung wird durch den gewöhnlichen (Quecksilber-) Kymographen viel zu klein angegeben. Mit elastischen Manometern ergiebt sich derselbe zu etwa $^1/_3$—$^1/_2$ des Minimaldrucks (Fick, Hürthle).

2) Respiratorische Periodik.

Der Kymograph zeigt ausser der kardialen noch eine zweite, mit der Athmung isorhythmische Druckschwankung, auf welche die erstere aufgesetzt ist (Fig. 18). Der Druck steigt während der Inspiration und

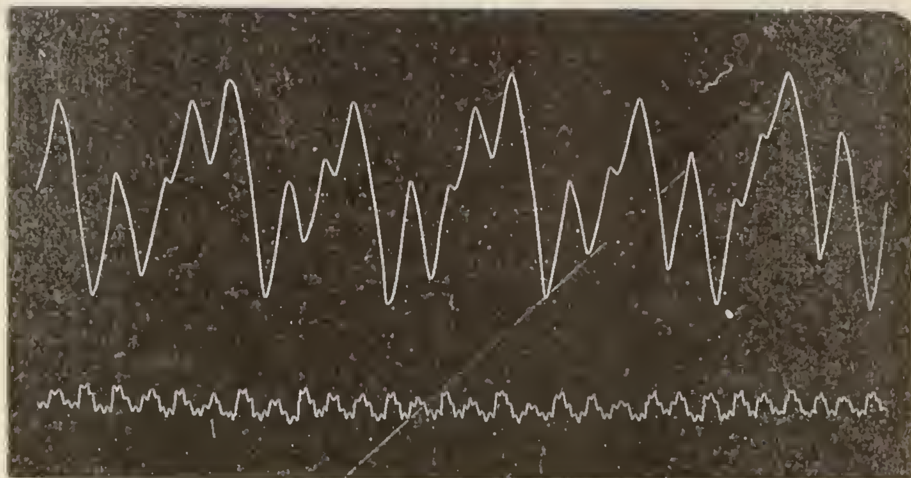


Fig. 18.
Kymographenkurven der Karotis des Hundes (oben) und des Kaninchens (unten).

sinkt während der Exspiration (Ludwig & Einbrodt). Die Ursache dieser Schwankung ist ebenfalls noch streitig. Beim Menschen ist sie nicht sicher nachgewiesen.

Für ihre Erklärung ist es von Wichtigkeit, dass ihr zeitliches Verhältniss zu den Athmungsphasen bei verschiedenen Thieren verschieden ist (Fredericq): bei Hund und Schwein gilt das im Text angegebene Verhalten, bei Kaninchen, Kalb, Schaf, Pferd, Katze etc. steigt dagegen der Druck bei der Exspiration. Die Angabe, dass die Schwankungen wegfallen, wenn das Zwerchfell gelähmt, oder die Bauchhöhle weit geöffnet, oder die Bauchaorta komprimirt ist (Schweinburg), wird bestritten (de Jager).

Die Athembewegung enthält folgende Momente, welche auf den arteriellen Blutdruck einwirken können: 1. Die Aspiration des Thorax, welche beständig Blut in die intrathoracischen Gefässsysteme einsaugt, nimmt bei der Inspiration zu: die Inspiration muss also den Druck im ganzen Gefässsystem vermindern, in den Arterien allerdings viel weniger als in den Venen. 2. Die stärkere Venenaspiration während der Inspiration muss alsbald die Blutspeisung des linken Herzens und der Aorta vermehren (Einbrodt). 3. Die inspiratorische Dehnung der Lunge verändert Weite und Widerstand ihrer Gefässe, und zwar erstere vergrössernd, wenn sie durch Aspiration, wie bei der natürlichen Athmung, geschieht (bei Aufblasung vermindernd); die natürliche Inspiration muss also die Speisung des linken Herzens und der Arterien im Anfang etwas vermindern, weil die Lunge selbst mehr Blut aufnimmt, dann aber vergrössern wegen des verminderten Strömungswiderstandes (Quincke & Pfeiffer; Funke & Latschenberger; Bowditch & Garland; de Jager).

Da bei Hunden die Schwankungen auch bei weit geöffnetem Thorax vorhanden sind (Wertheimer & Meyer), so können hier die bisher genannten Momente, welche auf Thoraxdruck beruhen, nicht ausschlaggebend sein. Weiter kann in Betracht kommen: 4. Die respiratorische Schwankung der Pulsfrequenz (s. unter Inner-

vation) besteht beim Hunde in einer bedeutenden exspiratorischen Verlangsamung; hier muss also die Blutspeisung der Arterien bei der Inspiration grösser sein, also der Blutdruck steigen; bei den Thieren, denen dieser Einfluss fehlt (Kaninchen u. A., s. oben), und bei Hunden, wenn er (durch Atropin) beseitigt wird, kehrt sich die Schwankung um; wonach dieses Moment hauptsächlich beim Hunde über das ad 1 genannte den Sieg davonträgt, welches sonst ausschlaggebend wirkt (Fredericq). 5. Die respiratorischen Schwankungen des Gefässtonus (inspiratorische Abnahme, exspiratorische Zunahme, vgl. p. 103) müssen den Druck während der Exspiration steigern (Schiff, Fredericq). Da die Wirkung aller dieser Momente auf den arteriellen Blutdruck eine gewisse Zeit erfordert, welche bei jedem derselben eine andere und nirgends genau bekannt ist, kann man aus der Koincidenz der Athmungs- und Druckphasen nicht sicher ersehen, welches das eigentlich wirksame Moment ist; auch die Versuche mit experimenteller Ausschliessung der einzelnen Momente haben zu keinem durchschlagenden Resultat geführt.

3) Abhängigkeit des Blutdrucks von funktionellen Einflüssen.

Aus der p. 73 gegebenen Darstellung ergiebt sich ohne Weiteres, dass der (mittlere) Blutdruck einer Arterie abhängen muss: 1) von der Pulsfrequenz, mit welcher er steigt und fällt; alle funktionellen und nervösen Einflüsse auf diese (vgl. p. 71 und unten sub 4a) beherrschen daher auch den Arteriendruck; 2) von der Grösse der systolischen Ausgabe des Herzens (s. unten sub h) in gleichem Sinne; 3) von dem Widerstande, welcher sich der Entleerung der Arterien entgegenstellt, also vor allem von deren Kontraktionszustand oder Tonus (s. unten sub 4b); 4) von dem Füllungsgrade des ganzen Gefässsystems, also von der Blutmenge; dieser Einfluss hat jedoch nach neueren Untersuchungen (Ludwig mit Worm-Müller und Lesser) enge Grenzen; bei Blutinjektionen und Blutentziehungen ändert sich der Druck nicht im erwarteten Maasse, was theils durch eine Anpassung des Gefässsystems an seinen Inhalt, theils durch kompensatorische Transsudation und Resorption erklärt wird.

Die Dehnbarkeit der Arterien ist merkwürdigerweise bei einem gewissen mittleren, dem vitalen entsprechenden Drucke am grössten (Roy, Zwaardemaker); hieraus würde sich erklären, warum beim mittleren Druck Aenderungen der Füllung relativ kleine Druckänderungen hervorbringen. Unter der oben erwähnten Anpassung des Gefässsystems an seinen Inhalt sind sowohl Tonusänderungen der Arterien (Ludwig), wie modifizirte Herzthätigkeit (Johansson & Tigerstedt) zu verstehen. Der Gegenstand ist noch nicht völlig aufgeklärt. — Ueber den Einfluss der Schwere s. unten sub i.

c. Die Strömungsgeschwindigkeit in den Arterien.

Zur Messung der Strömungsgeschwindigkeit in den Arterien dienen folgende Methoden: 1. Volkmann's Hämodromometer ist ein mit Wasser gefülltes Glasrohr von bekanntem Volum, das man plötzlich in den Strom der Arterie einschalten kann; man misst mit der Uhr die Zeit, die das eindringende Blut gebraucht, um

das Rohr zu durchlaufen, also alles Wasser hinauszudrängen. Eine Modifikation hiervon ist die Stromuhr von Ludwig (Fig. 19); sie besteht aus zwei kugelförmigen Dromometerschenkeln, von denen einer mit Oel, der andere mit Blut gefüllt ist; der Oelschenkel A ist mit dem centralen, der Blutschenkel B mit dem peripherischen Ende p der Arterie in Verbindung. Ist nun das Oel aus A in B verdrängt, während B sein Blut an die Arterie abgegeben hat, so wird durch eine Drehung des Obertheils um 180° (um die Axe d) der nunmehrige Oelschenkel B mit dem centralen und A mit dem peripherischen Arterienende verbunden, so dass das Spiel sich immer wiederholen kann. In der Stromuhr von Tigerstedt treibt das Blut (ebenfalls mittels eines Stromwenders) einen leichten Kolben in einer kalibrirten Röhre hin und her. Alle diese Apparate ergeben die sog. Volumgeschwindigkeit, d. h. das in der Zeiteinheit durch den Arterienquerschnitt strömende Volum. Durch Division mit der Querschnittfläche erhält man die mittlere (vgl. p. 73) Längengeschwindigkeit. 2. Direkt erhält man letztere durch das Strompendel oder Tachometer (von Vierordt angewandt), ein in die Arterie eingeschaltetes Rohr, das ein leichtes Pendelchen enthält; die Ausschläge, welche man von Aussen beobachten kann, stehen in einer vorher zu ermittelnden Beziehung zu den Geschwindigkeiten der das Pendel ablenkenden Ströme. Ist der abgelenkte Körper mit einem ausserhalb des Rohres befindlichen Schreibhebel verbunden, so kann man Kurven gewinnen, deren Ordinaten die Stromgeschwindigkeit darstellen (Dromograph, Chauveau, Lortet). 3. Die Pitot'schen Röhrchen sind zwei nahe bei einander in die Lichtung des Gefässes eingeführte, aussen mit Manometern verbundene Röhren; innen biegen beide rechtwinklig um, das eine gegen die Strömung, das andere in der Richtung der Strömung. Der Unterschied im Stande beider Manometer, welcher mit einer Differentialvorrichtung direkt aufgeschrieben werden kann (Marey), liefert ein Mass der Strömungsgeschwindigkeit. 4. Die Volumgeschwindigkeit ergiebt sich auch mittels der aus einer geöffneten Arterie in der Zeiteinheit ausfliessenden Blutmenge, während man die Spannung durch Regulirung der Oeffnungsgrösse unverändert erhält (Vierordt); der freie Ausfluss ist viel kleiner, als dem Drucke und dem Querschnitt entspricht, weil sich die Oeffnung zusammenzieht (J. R. Ewald). Eine zweckmässige Modifikation dieses Verfahrens besteht darin, das Blut nicht frei, sondern in einen dünnen Kautschukbeutel abfliessen zu lassen, aus welchem man es in die Gefässe zurückdrücken kann (Ludwig). Noch besser ist es, den Kautschukbeutel in ein Gefäss mit Salzwasser zu stecken, welches mit dem peripherischen Arterienende kommunizirt; das ausfliessende Blut muss jetzt Salzlösung in letzteres verdrängen, der Ausfluss geschieht also unter normalem Widerstand (Solera & Capparelli). 5. Auch die plethysmographische Kurve (p. 78) giebt über die Volumgeschwindigkeit der Arterien Aufschluss, wenn diejenige der Venen konstant ist; ihre Differentialquotienten entsprechen den Veränderungen der Geschwindigkeit (Fick); verbindet man den Plethysmographenraum mit einer empfindlichen Flamme und photographirt deren Bewegung, so erhält man die Kurve der Geschwindigkeitsänderungen, die sog. tachographische Kurve (v. Kries), direkt; da die Flamme nur auf Aenderungen

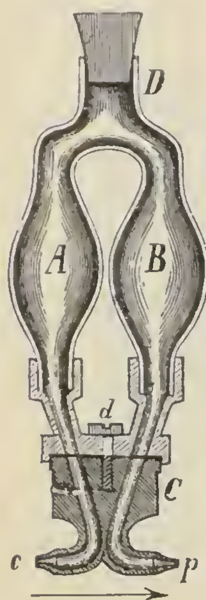


Fig. 19.

der Zuflussgeschwindigkeit reagirt, so entsprechen hier die Ordinaten selbst den Differentialquotienten der plethysmographischen Kurve. 6. Ueber Bestimmungen mittels des Leitungswiderstandes injizirter Salzlösungen s. unten sub h.

Die Strömungsgeschwindigkeit ist in den Stämmen grösser als in den Aesten, weil der Gesammtquerschnitt mit der Verzweigung zunimmt (vgl. p. 71). In der Karotis des Hundes beträgt sie 200 bis 750 mm pro sek.; beim Menschen ist sie unbekannt. Sie nimmt mit der Pulsfrequenz und dem Blutdruck zu, und ist in der gleichen Arterie bei grösseren Thieren grösser. Ausserdem schwankt sie mit der Pulsschwankung auf und nieder (Lortet, vgl. p. 74), und es muss beachtet werden, dass die verschiedenen Schichten der Blutsäule ganz ungleiche Geschwindigkeiten haben (p. 73).

An den grösseren Arterien hört man je zwei Töne, einen mit der Pulserweiterung zusammenfallenden und einen mit dem zweiten Herzton synchronischen. Die Ursache derselben ist streitig.

Ueber die Kontraktilität der Arterien s. unten beim Nerveneinfluss.

f. Die Erscheinungen an den Venen.

Das Manometer zeigt in den Venenstämmen meist einen negativen Druck, der bei der Inspiration besonders stark wird, so dass bei geöffneter Vene Luft eingesogen werden kann, was freilich meist durch ventilartigen Schluss der Vene selbst verhindert wird. Dieser Lufteintritt ist sehr gefährlich, weil die Luft die Lungenkapillaren verstopft und schon durch ihre Anwesenheit im Herzen die Systolen fast unwirksam macht, indem diese die Luft komprimiren anstatt Blut auszutreiben. Die Ursache dieser Erscheinungen ist die Saugkraft des Brustkastens (s. Athmung), welche auf die Venen aspirirend wirkt, am stärksten bei der Inspiration. Bei der Exspiration steigt der Druck und kann sogar positiv werden; letzteres ist besonders bei aktiver Exspiration mit Hindernissen, z. B. bei geschlossener Stimmritze, beim Blasen, Schreien, Husten der Fall; die Venen schwellen hierbei stark an; ihr Inhalt kann zum Stillstand kommen.

Die Volumkurven der Glieder oder des Gehirns (p. 78 f.) zeigen daher eine inspiratorische Abnahme und eine exspiratorische Schwellung an. Scheinbare Ausnahmen, z. B. am Hinterbein des Hundes, rühren davon her, dass der arterielle Blutdruck und somit die Speisung der Venen, inspiratorisch stark erhöht werden kann (Wertheimer, vgl. p. 80).

Bei der Dünnwandigkeit der Venen ist ferner häufige Kompression derselben durch anliegende Theile, besonders Muskeln, unvermeidlich; jede solche Kompression kann aber das Blut, wegen der Venen-

klappen, nur in der Richtung zum Herzen auspressen, so dass Muskelbewegung den Venenblutlauf befördert.

Die Venenklappen fehlen daher im Allgemeinen denjenigen Venen, welche keinem wechselnden Muskeldruck ausgesetzt sind, z. B. den Hirnvenen, Lungenvenen, der Pfortader, Cava inf., Iliaca, den Lebervenen, den im Becken liegenden Aesten der Hypogastrica (die äusseren haben Klappen), der Spermatica des Weibes (beim Manne, wo sie aussen liegt, hat sie Klappen); überall kommen hier Ausnahmen vor. Die Klappen sind je nach dem Kaliber der Venen ein-, zwei-, auch dreiblättrig und fehlen den feineren Venen (unter 2 mm Durchm.). Viele Venen haben nur an der Einmündungsstelle in grössere Aeste eine Klappe.

Die angeführten Momente genügen jedoch noch nicht zur vollständigen Erklärung des Venenblutlaufs. Derselbe geht nämlich auch bei weit geöffnetem Thorax an kurarisirten Thieren ungestört von Statten, also ohne Aspiration des Brustkastens und ohne Muskeldrücke. Entweder also muss eine aktive Saugkraft des Herzens (p. 67) oder die eigenen Muskeln der Venen wesentlich mitwirken, oder es muss jenseits der Kapillaren noch Triebkraft des Herzens bestehen (sog. Vis a tergo), was sehr wahrscheinlich ist.

Neben den oben angeführten respiratorischen zeigen die grösseren Venenstämme auch kardiale Pulsationen (sog. Venenpuls), freilich von unvergleichlich geringerer Intensität als die Arterien; die Kurve ist polykrot (Gottwalt, Riegel), die genauere Deutung ist noch zweifelhaft; die Hauptursache ist jedenfalls das bei der Diastole etwas erleichterte Einströmen in den Vorhof, denn der Venenpuls ist auch bei Fissura sterni vorhanden (François-Franck), und seine Kurve stimmt mit der Druckkurve des Vorhofes überein (Fredericq); jedoch scheinen auch die übrigen Herztheile auf die im Thorax liegenden Venenstämme etwa wie auf die Luft in den Athemwegen (Kap. II.) etwas einzuwirken.

Manche Venen, z. B. die V. femoralis unter dem Poupart'schen Bande (Braune), werden durch Bewegungen der Glieder abwechselnd erweitert und verengt, so dass sie in Verbindung mit ihren Klappen ein passives Herz darstellen. An der Flughaut der Fledermaus pulsiren die Venen aktiv (vgl. unten: 4. b. 3), ebenso und zwar synchronisch mit den Vorhöfen, bei allen Säugethieren die Hohl- und Lungenvenenendstücke. — Dass Druck und Geschwindigkeit in den Venen äusserst unregelmässig sind, geht aus dem Obigen hervor. Die häufige zeitweilige Kompression einzelner Venen macht die Multiplizität der Venen gegenüber den Arterien verständlich.

g. Die Erscheinungen an den Kapillaren.

Der Blutlauf in den Kapillaren ist unter dem Mikroskop an durchsichtigen Theilen (Schwimmhaut, Lunge, Zunge des Froschs, Netz von Warmblütern, Lippenfalten des Menschen) sichtbar, und die Geschwindigkeit an der Ortsveränderung der Blutkörperchen messbar. Die Geschwindigkeit ist im Kapillargebiet am kleinsten von allen Theilen des Kreislaufs, weil hier der Gesammtquerschnitt des Gefässsystems

am grössten ist (vgl. p. 71 und 83). In den Lungenkapillaren muss die Geschwindigkeit nach dem gleichen Prinzip viel grösser sein als in den Körperkapillaren.

Die Geschwindigkeit ist aus dem p. 73 angegebenen Grunde nicht bei allen Blutkörperchen die gleiche; sie fliessen um so langsamer, je näher der Wand sie sind. In den feinsten Kapillaren, durch welche nur eine einfache Reihe von rothen Blutkörperchen sich hindurchzwängen kann, sieht man diese vielfach ihre Gestalt den Verhältnissen accommodiren; sie ziehen sich in die Länge, biegen und knicken sich an den Theilungsstellen, drängen sich bis zur Unkenntlichkeit der Kontouren zusammen, und nehmen dann wieder ihre natürliche Form an. Die mittlere Geschwindigkeit beträgt in der Schwimmhaut etwa 0,5, in der menschlichen Netzhaut (nach entoptischen Messungen, Vierordt; vgl. Sehorgan) etwa 0,6—0,9 mm.

Sinkt der arterielle Druck auf Null (Ohnmacht, Tod), so werden die Kapillaren der menschlichen Haut blutleer, indem sie sich unter dem Einfluss der Gewebsspannung in die Venen entleeren; um die Kapillaren zu füllen, muss der Blutdruck diese Spannung überwinden (Landerer, Hermann & Natanson).

Der Blutdruck in den Kapillaren kann durch den zur Aufhebung des Blutgehalts erforderlichen äusseren Druck gemessen werden. An der Fingerhaut ist zur Herbeiführung des Erblassens ein Druck von 24—54 mg Hg erforderlich, je nachdem die Hand gehoben oder gesenkt ist; am Ohre 20, am Zahnfleisch des Kaninchens 32 mm (Ludwig & N. v. Kries). Auch die Herzenergie, die allgemeine Blutfülle, der Weitezustand der Arterien und Venen sind von grossem und leicht übersehbarem Einfluss. An der Schwimmhaut des Frosches sind zum Verschluss der Kapillaren äussere Drücke nöthig, welche zwischen dem zum Verschluss der Venen und dem zum Verschluss der Arterien erforderlichen Drucke liegen; ersterer beträgt etwa 2—3, letzterer etwa 22 mm Hg (doch wird schon bei 16—17 mm der arterielle Strom stossweise); das Lumen der Kapillaren wird, obwohl sehr variabel, durch äusseren Druck auffallend wenig beeinflusst, was auf eine aktive Kontraktilität der Kapillarwand deutet (Roy & Brown). Letztere ist schon früher auf Grund direkter Beobachtungen behauptet worden (Stricker). Sauerstoffgehalt des Bluts soll die Kapillaren verengen, Kohlensäure sie erweitern (Severini).

Das Druckgefälle in den Kapillaren soll höchstens $^1/_{14}$ des arteriellen Drucks betragen, wonach die hauptsächlichste Druckabnahme auf die feinen Ar-

terien kommen müsste (Lewy). Der Gesammtwiderstand des Körperkreislaufs wird für das Kaninchen zu 300 Meter eines Rohres von Aortenweite berechnet (Hürthle).

Sowohl rothe als farblose Blutkörperchen können unter abnormen Verhältnissen die Gefässe ohne Zerreissung der Wand verlassen („Diapedesis"). Der Austritt der rothen geschieht bei Stauungen des Venenabflusses, wobei durch den hohen Druck zunächst das Plasma hinausgepresst wird, dann die Blutkörperchen bis zur Unkenntlichkeit ihrer Kontouren zusammengedrückt und endlich wie eine flüssige Masse ausgepresst werden, worauf sie wieder ihre ursprüngliche Form annehmen (Cohnheim). — Farblose Blutkörperchen, allein oder mit wenigen rothen, verlassen die Gefässe bei der Entzündung. Nachdem auf noch unbekannte Weise durch den Entzündungsreiz eine Erweiterung der feinen Arterien und Venen zu Stande gekommen ist, und der Strom in ihnen sich bedeutend verlangsamt hat, bildet sich in letzterem eine Sonderung der farblosen Elemente, welche unmittelbar an der Gefässwand langsam dahinziehen und zuletzt ganz stillstehen, während die rothen in der Axe des Gefässes weiterfliessen. In den Venen und Kapillaren sieht man jetzt die farblosen Körperchen unter amöboiden Bewegungen die Gefässwand durchsetzen, worauf sie aussen als „Eiterkörperchen" erscheinen (Cohnheim). Der Austritt scheint durch aktive amöboide Bewegungen (Cohnheim) und zwar durch die Epithelfugen zu erfolgen, durch welche die Körperchen zunächst in das lymphatische Saftkanälchensystem gelangen (Arnold u. A.).

h. Dauer des Blutumlaufs, Sekundenvolum desselben, Schlagvolum und Arbeitsgrösse des Herzens.

Um die Zeit zu messen, in welcher ein Bluttheilchen die ganze Kreisbahn durchläuft, injizirt man ein leicht nachweisbares Salz in das centrale Ende einer Vene und bestimmt die Zeit, nach welcher es in den aus dem peripherischen Ende derselben Vene in kurzen Intervallen entnommenen Blutproben nachzuweisen ist (Eduard Hering); die zuerst nachweisbaren Spuren der Salzlösung können nur durch das rechte Herz, die Lungenkapillaren, das linke Herz und die Arterie und das Kapillargebiet der gewählten Vene an den Ort der Prüfung gelangt sein, haben also einen ganzen Kreislauf durchgemacht. Der Kreislauf (durch die Kopfgefässe) beansprucht nach solchen Versuchen beim Hunde 15,2 Sekunden, überhaupt etwa die Zeit von 27 Herzschlägen, was für den Menschen $22^1/_2$ Sekunden heissen würde (Vierordt); andere Bestimmungen weichen hiervon bedeutend ab. Von zeitlichen Aenderungen der Pulsfrequenz (z. B. Vagusdurchschneidung) ist die Umlaufszeit in hohem Grade unabhängig (Ed. Hering).

Zur Injektion benutzt man Ferrocyankalium, besser (Hermann) das ungiftige Ferrocyannatrium. Die Blutproben werden auf einer rotirenden Scheibe, welche mit Näpfchen besetzt ist (Hering), oder auf einem vor der Vene vorüberziehenden Papier (Hermann) aufgefangen und mit Eisenchlorid untersucht. Ob statt der Kopfgefässe die Fussgefässe verwendet werden, hat wenig Einfluss, weil in den Gefäss-

stämmen die Geschwindigkeit am grössten ist, ihre Längendifferenzen also wenig in Betracht kommen. Gegen die Methode wird eingewendet, dass das erste Salz nur die Geschwindigkeit der Axenschichten erkennen lässt, die mittlere Umlaufszeit also vielleicht doppelt so gross ist als die gefundene (vgl. p. 73). Statt der Salzlösung kann man (bei Säugern) auch Taubenblut injiziren und die Blutproben auf elliptische Körperchen untersuchen (Smith). Eine andere Methode (Stewart) besteht in der Injektion einer Salzlösung, welche bei ihrer Ankunft an einer entfernten Gefässstelle deren galvanischen Leitungswiderstand herabsetzt; auf diese Weise kann man auch die Uebertragungszeit zwischen beliebigen Gefässstellen bestimmen.

Da in der Zeit eines (mittleren) Blutumlaufs die ganze Blutmenge durch jeden Gesammtquerschnitt des Gefässsystems — und ebenso, wenn auch diskontinuirlich, durch das Herz — gehen muss, so besteht die einfache Beziehung $V = B/T$, worin B das Volum der Blutmasse, T die Umlaufszeit in Sekunden, und V das in der Sekunde durch den Querschnitt gehende Blutvolum, oder das Sekundenvolum des Kreislaufs. Die systolische Ausgabe der Herzkammer oder das Schlagvolum D (débit systolique) ergiebt sich aus dem Sekundenvolum durch Division mit der Pulszahl pro Sekunde; so wäre bei 72 Pulsen p. Min. $D = 60/72 V$.

Die Bestimmung von V und D auf diesem Wege ist jedoch höchst ungenau, weil weder B noch T hinreichend genau bekannt ist; namentlich wird T auf dem oben angegebenen Wege, wie schon bemerkt, zu klein gefunden, so dass man zu hohe Werthe für V und D erhält. Derselbe Fehler wird gemacht, wenn man D direkt berechnen will, indem man die Blutmenge durch die auf einen Umlauf fallende Pulszahl (etwa 27) dividirt.

Besser erhält man das Sekundenvolum V bei Thieren direkt (Volkmann) durch Bestimmung der Geschwindigkeit in einem ungetheilten Gefässquerschnitt, also in der Aorta, sei es mit der Stromuhr oder nach der Ausflussmethode, zu welchem Zwecke man wohl auch, unter Ausschaltung des grossen Kreislaufes, die Stromuhr zwischen Aorta und einer Hohlvene eingeschaltet hat (Smith, Stolnikow u. A.). Genauer ist folgendes Verfahren (Zuntz): Wenn ein Thier pro Sek. s ccm Sauerstoff verzehrt (Kap. II.), und das arterielle Blut um d Procent mehr Sauerstoff enthält als das venöse, so müssen $100\ s/d$ ccm Blut pro Sek. die Lungen passiren, welche Grösse das Sekundenvolum V darstellt. Auch hat man das Schlagvolum D aus der systolischen Volumabnahme des Herzens plethysmographisch zu bestimmen gesucht, wobei zu berücksichtigen ist, dass beide Ventrikel zusammen die Menge $2\ D$ entleeren (Roy & Adami).

Die Ausmessung des Schlagvolums durch Füllung des Leichenventrikels ist unzulässig, schon weil die Starre die Kapazität vermindert, und weil es unsicher

ist, ob die Kammer sich bei der Systole völlig entleert, wie man vielfach annimmt. Für eine unvollständige Entleerung (die zurückbleibende Blutmenge wird als Residualblut bezeichnet) wird dagegen geltend gemacht, dass Veränderungen des Arteriendrucks nur das diastolische Herzvolum, aber nicht das Schlagvolum beeinflussen; also müsse ersteres grösser als letzteres, d. h. die Entleerung unvollständig sein (Roy & Adami, Johansson & Tigerstedt). Ein ähnlicher Schluss wird aus der Gestalt der kardiographischen Kurve gezogen (Hoorweg). Der Grund der unvollständigen Entleerung kann einmal darauf beruhen, dass die ganz kontrahirte Kammer noch Lumen hat (vgl. p. 64), dann aber auch darauf, dass die Semilunarklappen sich schon vor Beendigung der Systole schliessen (indem die Kraft gegen Ende abnimmt). Letzteres wird aber auf Grund direkter Versuche bestritten, es giebt kein Stadium am Ende der Systole, wo der Arteriendruck grösser wäre als der Kammerdruck (Hürthle, vgl. p. 69).

Die Ergebnisse der angeführten Bestimmungen sind äusserst verschieden. Die ältesten Bestimmungen ergaben für das Schlagvolum $^1/_{400}$, spätere $^1/_{700}$, die neuesten nur $^1/_{1000}$—$^1/_{1500}$ des Köpergewichts; dem würde entsprechen: 175 g (Volkmann), 100 g (Howell & Donaldson), 75—50 g (Hoorweg, Tigerstedt, Zuntz). Die letztere Schätzung machte schon Th. Young im Anfang des Jahrhunderts.

Auf das Schlagvolum hat der venöse Zufluss zum Herzen entscheidenden Einfluss (Howell & Donaldson, Roy & Adami). Mit Aufhebung des venösen Drucks wird es Null, woraus man geschlossen hat, dass das Herz kein Blut ansaugt (Donaldson, vgl. p. 67). Der arterielle Druck ist, wie schon bemerkt, ohne Einfluss. Ueber sonstige Einflüsse auf das Schlagvolum ist noch wenig Sicheres bekannt; bei erhöhter Füllung des Gefässsystems wird es kompensatorisch vergrössert.

Wenn das Schlagvolum cet. par. dem Thiergewicht proportional ist, so erklärt sich einfach, warum grössere Thiere langsameren Puls haben müssen (p. 71); das Schlagvolum steht in kubischem, der Arterienquerschnitt in quadratischem Verhältniss zur Längendimension; die Entleerung der Kammer muss also beim grösseren Thiere längern dauern (Hermann).

Die vom Herzen geleistete Arbeit ist das Produkt aus der von jedem Ventrikel ausgeworfenen Blutmenge (Schlagvolum) mit der Hubhöhe, für welche hier die Höhe einer dem Drucke entsprechenden Blutsäule (3 m für den linken, 1 m für den rechten Ventrikel) zu setzen ist. Für 70 g Schlagvolum ergiebt sich so für jede Systole 0,28 Kilogrammmeter, also pro Tag etwa 29000 Kgr.-M. = $^1/_{223}$ Pferdekraft.

Da das Herz etwa 300 g wiegt, so würde es in 1 Stunde sein eigenes Gewicht auf über 4000 m heben können. — Die ganze Herzarbeit wird zur Ueberwindung der Kreislaufswiderstände verbraucht, d. h. durch Reibung in Wärme verwandelt. Aus obigen Angaben berechnet sich hieraus eine tägliche Wärmemenge von über 68 Kalorien, d. h. etwa $^1/_{40}$ der gesammten Wärmeproduktion.

i. Die Wirkung der Schwere auf den Kreislauf.

Beim Stehen muss aus hydrostatischen Gründen zwischen den Gefässen des Scheitels und der Fusssohlen ein Druckunterschied von etwa 1,75 m H_2O oder 129 mm Hg bestehen, welcher die Gefässe des Fusses stark ausdehnen müsste, wenn nicht grosse Resistenz der Gefässwände und der sie einschliessenden Gewebe oder auch Kontraktion der ersteren es verhinderte. Dieser hydrostatische Druckantheil ist übrigens ohne Einfluss auf die Strömung des Blutes, da er in den Arterien und Venen gleich ist. Er zeigt sich u. A. daran, dass die erhobene Hand fast leichenblass, die gesenkte sehr roth wird (vgl. auch p. 85). Hydrostatische Blutarmuth des Gehirns wird durch dessen Einschliessung in die unnachgiebige Schädelkapsel verhindert. Bei geöffnetem Schädel gehen Thiere in Vertikalstellung bald zu Grunde (Salathé).

Veränderungen der Körperstellung ändern nicht blos die Blutvertheilung, sondern haben durch die veränderten Dehnungszustände der Gefässe auch nervöse Rückwirkungen auf das Herz und den Gefässtonus: so ist die Pulsfrequenz im Stehen am höchsten (p. 71), der arterielle Druck im Sitzen meist höher als im Stehen, am höchsten im Liegen (Marey). Bei Thieren, welche auf ein drehbares Brett befestigt sind, ist in beiden Vertikalstellungen der Blutdruck kleiner als in Horizontallage (Hermann mit Blumberg und Wagner). Bei feststehendem Manometer muss bei diesen Versuchen die Drehaxe so zum Körper liegen, dass die Drehungen nicht an sich Veränderungen des Manometerstandes bewirken, d. h. sie muss durch den „hydrostatischen Indifferenzpunkt" gehen (Hermann).

k. Die Verblutung.

Durch Ausfluss des Blutes aus geöffneten Gefässen tritt der Tod ein (Verblutung), und zwar schon lange vor Verlust der ganzen Blutmasse, welche überhaupt nicht ausfliessen kann, weil der Herzstillstand, und schon vorher häufig ein kontraktiler Verschluss der Gefässe, den Ausfluss unterbricht. Je grösser der Blutdruck in dem eröffneten Gefässe, um so schneller erfolgt die Verblutung; also am schnellsten aus grossen Arterien. Der sinkende Druck macht die Blutung immer langsamer; zuletzt kann sie durch Gerinnung zum Stillstand kommen, was bei Venen die Regel ist. Arterien bluten über 6mal so stark als die entsprechenden Venen. Der Stillstand der Blutung tritt meist schon ein, wenn etwas über $^1/_2$—$^2/_3$ der Blutmenge ausgetreten ist. Dem Verblutungstod gehen Konvulsionen voranf; über diese vgl. Kap. II.

Ueber das Verhalten des Blutdrucks bei der Blutentziehung s. p. 81, über den Blutersatz durch Transfusion p. 57 f.

4. Die Automatie und Innervation der Kreislaufsorgane.

a. Die Kontraktilität und Innervation des Herzens.

1) Die intrakardialen Centren und der Herzmuskel.

Die meisten Versuche über diesen Gegenstand sind, da sie direkte Eingriffe auf das Herz erfordern, am ausgeschnittenen Froschherzen angestellt. Ausser direkter Beobachtung wird graphische Registrirung angewandt, entweder durch einfaches Auflegen oder Anhängen leichter Hebel oder durch Verbindung der Herzhöhle mit einem schreibenden Manometer; im letzteren Fälle wählt man als Inhaltsflüssigkeit eine für das Herz möglichst indifferente; will man aber die Wirkung von Flüssigkeiten auf den Herzschlag prüfen, so ist es zweckmässig, diese in das Herz einzufüllen und nach Bedürfniss durch ein Seitenrohr zu erneuern (am besten ist die Kanüle zweiwegig bis zu ihrer im Herzen liegenden Mündung). Da die Erneuerung der Flüssigkeit die Registrirung hindert, so ist es am besten, das Herz in eine ganz geschlossene Kapsel einzufügen, welche nur die Kanüle durchlässt, und diese Kapsel mit einem Schreibmanometer zu verbinden (entsprechend der Perikardialmethode p. 67). In neuerer Zeit hat man auch das Warmblüterherz in isolirtem Zustande dem Versuche zugänglich gemacht, indem man es künstlich mit Blut speiste, welches in den Lungen (bei rhythmischer Aufblasung derselben) arterialisirt wurde, oder indem man arterielles Blut durch die Koronargefässe trieb.

Das aus dem Körper entfernte oder von allen zu ihm tretenden Nerven getrennte Herz schlägt noch eine Zeit lang fort; bei kaltblütigen Thieren tagelang, bei warmblütigen so lange für die Zufuhr sauerstoffhaltigen Blutes gesorgt ist. Seine Bewegungen müssen daher, wenigstens zum Theil, durch Vorrichtungen, die in ihm selbst gelegen sind, ausgelöst werden. Auch zerstückelte Herzen schlagen im Allgemeinen weiter. Jedoch bleibt die abgeschnittene Kammerspitze des Froschherzens stehen; nähere Untersuchung zeigt, dass dieselbe nur aus Muskelfasern besteht, während die übrigen Herzabschnitte gangliöse Geflechte enthalten (Remak). Wenn nun überhaupt ein ganglienfreies Herzstück niemals automatisch schlüge, so müsste die Automatie des Herzens von den in ihm enthaltenen Ganglienzellen herrühren. Näheres über diese Frage s. unten.

Besondere Eigenschaften des Herzmuskels.

Der Herzmuskel zeigt in vielen Hinsichten ein anderes Verhalten als gewöhnliche Muskeln (vgl. Kap. VII.). Die Zuckung ist ziemlich langsam im Vergleich mit anderen quergestreiften Muskeln. Die Kontraktionsgrösse wächst nicht mit der Reizstärke, sondern erreicht beim schwächsten, überhaupt wirksamen Reize sogleich ihr Maximum (Bowditch, Kronecker). Unzureichende Reize können bei rhythmischer Wiederholung durch Summation wirksam werden (v. Basch). Jede Kontraktion, sei sie spontan oder durch einen Reiz entstanden, hinter-

lässt ferner ein kurzes Stadium herabgesetzter oder unterdrückter Erregbarkeit (MAREY u. A., für die Vorhöfe E. MEYER) (refraktäre Periode, kompensatorische Pause nach künstlichen Extrakontraktionen), womit es zusammenhängt, dass rhythmische Reize häufig zu schnell sind, um isochrone Pulsationen hervorzurufen, und niemals zu tetanischer Kontraktion führen. Sie wirken vielmehr von einer gewissen Frequenz ab wie ein kontinuirlicher Reiz, den der Herzmuskel mit einem selbstständigen Pulsationstempo beantwortet. Die letztere, merkwürdigste Eigenschaft des Herzmuskels wurde zuerst an der ganglienlosen Herzspitze beobachtet, welche in Versuchen mit dem schreibenden Manometer selbstthätig pulsirte (MERUNOWICZ). Diese anfänglich für automatisch gehaltene Thätigkeit tritt aber an der ganz normal im Kreislauf befindlichen, aber vom Ventrikel abgequetschten Herzspitze nicht ein (HEIDENHAIN, BERNSTEIN), kann also nur auf einer durch das Versuchsverfahren bedingten kontinuirlichen Reizung beruhen, welche entweder in der Spannung der Flüssigkeit (LUCHSINGER, GASKELL), oder in chemischer Reizwirkung derselben besteht; in der That ist die Zusammensetzung der Flüssigkeit entscheidend (STIÉNON, GAULE, LANGENDORFF u. A.). Auch konstante Ströme bewirken rhythmisches Pulsiren; vgl. jedoch unten p. 95.

Die nächstliegende Erklärung dieser Erscheinungen ist die, dass die Spannkräfte des Herzmuskels durch jede Kontraktion nahezu erschöpft werden (daher die refraktäre Periode), wozu vielleicht beiträgt, dass die Kontraktion stets maximal ist. Bei kontinuirlicher Reizung tritt daher nach jeder Zuckung eine Pause ein, bis die Spannkräfte wieder in erforderlichem Maasse angesammelt sind. Diese Verhältnisse erinnern an ähnliche Eigenschaften nervöser Centralorgane; die Herzmuskelzelle scheint eine gewisse funktionelle Selbstständigkeit, wie sie niederen Protoplasmagebilden zukommt, bewahrt zu haben.

Die diastolische Erschlaffung des Herzmuskels ist nicht absolut vollständig (s. unten bei den Hemmungsnerven). Zuweilen, besonders an den Vorhöfen der Schildkröte, schwankt dieselbe periodisch, so dass die Pulsationen auf eine wellenförmige Grundlinie aufgesetzt erscheinen (STEFANI, FANO); ähnlich verhält sich auch die Kurve der Aktionsströme (FANO; vgl. Kap. VII.). Man bezeichnet den Kontraktionsgrad, welcher hiernach in der Diastole noch bestehen bleibt, als Tonus.

Bringt man während der Herzkontraktion an einer Stelle einen mechanischen Reiz an, so zeigt sich eine lokale Erschlaffung (SCHIFF, ROSSBACH u. A.), welche von den Einen als Folge mechanischer Schädigung, von Anderen als aktive Dia-

stole (vgl. p. 67), von Einzelnen als Folge schnellerer Beendigung der Kontraktion in Folge lokaler Erregbarkeitszunahme gedeutet wird.

Wird ein ruhendes Herzmuskelstück an einer Stelle gereizt, so pflanzt sich die Kontraktion durch die ganze Kontinuität nach allen Richtungen fort. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit kann sowohl durch mechanische Mittel, wie auch durch die Aktionsströme (Kap. VII.) gemessen werden und beträgt 10—30 mm p. sek. (Engelmann, Marchand; nach Sanderson & Page dagegen 125 mm).

Bedingungen und direkte Beeinflussung des Herzschlages.

Bedingungen des spontanen Herzschlages sind: Versorgung mit Sauerstoff und mit gewissen im Blute enthaltenen Nährstoffen, sowie gewisse Temperaturen (Ludwig, Volkmann, Goltz u. A.). Bei der Erstickung steht das Herz still.

Die ernährenden Gefässe des Herzens sind die Koronararterien. Das Froschherz besitzt jedoch keine Gefässe (von Martin bestritten), sondern wird durch das in das trabekuläre Gefüge eindringende Blut ernährt. Verschluss einer einzelnen Koronararterie kann nach kurzer Zeit das ganze Herz zum Stillstand bringen (Cohnheim & v. Schultheiss), eine noch nicht aufgeklärte und neuerdings mehrfach bestrittene Erscheinung. Alle Ernährungsstörungen schädigen den linken Ventrikel schneller als den rechten, wodurch Stauungen im Lungenkreislauf und Lungenödem entstehen (Samuelson, S. Mayer).

Das isolirte Froschherz schlägt ungemein lange, besonders wenn es mit geeigneten Flüssigkeiten gefüllt ist, welche das Blut ersetzen können. Man kann diese Flüssigkeiten kreislaufartig durch ein Röhrensystem in das Herz zurückleiten, dabei erneuern, und die Pulsationen mittels eines angeschlossenen Manometers aufzeichnen (Williams, Kronecker u. A.). Die Hauptbedingung des Schlagens ist, dass das Herz mit keinen nicht isotonischen Flüssigkeiten in Berührung ist; aber isotonische Salzlösungen genügen nicht, sondern es muss nach Einigen (Heffter, Albanese) noch eine kolloide Substanz, z. B. Eiweiss, Gummi, zugesetzt sein, während Andere (Kronecker, White) Zusatz von Serumalbumin als Nährstoff für unentbehrlich halten. Jedoch ermüdet das Herz bald, wenn nicht Sauerstoff Zutritt hat und die sog. Ermüdungsstoffe (Kap. VII.), besonders die Kohlensäure, durch häufigen Wechsel oder durch Zusatz von Alkalien beseitigt werden. Alle diese Bedingungen gelten auch für die Flüssigkeiten, welche durch die Koronargefässe isolirter Warmblüterherzen zu leiten sind (Langendorff & Rusch, vgl. p. 90).

Einen mächtigen Einfluss hat die Temperatur: Wärme steigert, Kälte vermindert die Pulsfrequenz. Die Intensität ist bei niedrigen und mittleren Temperaturen am grössten und ziemlich beständig; über 20—30° nimmt sie ab. Unter 4° und über 30° treten temporäre Stillstände ein (beim Warmblüterherzen nicht, Langendorff).

Die Spannung der Herzwand (Druck der Innenflüssigkeit) hat

ebenfalls grossen Einfluss, und zwar im Allgemeinen beschleunigenden. Jedoch sind hier die Erscheinungen komplizirt und streitig.

Erhöht man (bei durchschnittenen Herznerven, um die Wirkungen vom Gehirn her auszuschliessen) den Blutdruck, z. B. durch Verschluss der Aorta, oder durch Verengerung der feineren Arterien (durch Reizung des Gefässcentrums oder einflussreicher Gefässnerven), so wird bei warmblütigen Thieren die Pulsfrequenz erhöht, während Abnahme des Blutdrucks sie vermindert (C. Ludwig & Thiry); diese Angabe wird auch für das Froschherz (M. Ludwig & Luchsinger, Foderà) und für das Schneckenherz (Biedermann) gemacht und daraus erklärt, dass nach einem allgemeineren Gesetze die Erregbarkeit mit der Dehnung zunimmt (Kap. VII. und X.). Auck kann Druck den Wärmestillstand (s. oben) verhindern (Stewart). Dagegen findet Marey umgekehrt am Kaltblüterherzen innerhalb gewisser Grenzen Abnahme der Frequenz mit zunehmendem Druck, so dass die Arbeit konstant bleibt. Andere finden am isolirten Kalt- und Warmblüterherzen, wenn der venöse Zufluss konstant erhalten wird, die Pulsfrequenz vom Druck völlig unabhängig (Martin mit Howell, Warfield u. A.). Ebenso verschieden sind die Angaben über den Einfluss des Blutdrucks auf das Schlagvolum (p. 88); beim Froschherzen soll es mit steigendem Druck abnehmen (Dreser), beim Warmblüter konstant bleiben (Roy & Adami) oder sogar, wenigstens bei mässigen Drücken, kompensatorisch steigen (Johansson & Tigerstedt). Bei erhaltenen Vagis macht erhöhter Aortendruck langsamere und stärkere Pulsationen (Mc William).

Ueber Wirkung der elektrischen Reize, Gifte u. dgl. s. unten.

Bedeutung und Anordnung der intrakardialen Nervencentra.

In den Herzen der Embryonen, sowie zahlreicher wirbelloser Thiere (z. B. Mollusken, Foster, Biedermann) finden sich keine Ganglienzellen. Man schliesst hieraus, dass die Herzmuskulatur zur automatischen Thätigkeit keines nervösen Impulses bedürfe. Auch beim Frosche sind gewisse im isolirten Zustande selbstständig pulsirende Theile, nämlich der Aortenbulbus und die Hohlvenen, ganglienlos (Engelmann). Da aber die Herzen der Wirbelthiere reich an Nervenzellen sind (das Froschherz besonders im Hohlvenensinus — Remak'scher Ganglienhaufen — und an der Atrioventrikulargrenze — Bidder'scher Haufen), und die Automatie der ganglienlosen Ventrikelspitze sehr zweifelhaft ist (vgl. p. 91), so nehmen die Meisten an, dass die Impulse zu den rhythmischen Kontraktionen höherer Herzen, oder wenigstens ein kontinuirlicher Reiz (p. 91) von Nervenzellen ausgeht. Andere (His, Romberg) sprechen, zum Theil aus entwicklungsgeschichtlichen Gründen, den Herzganglien jede motorische Bedeutung ab.

Noch mehr als die Pulsation an sich scheint die geordnete Folge der Abtheilungskontraktionen für nervöse Einflüsse zu sprechen, zumal wenn die Muskeln der einzelnen Herzabschnitte völlig getrennt sind. Der Ausgang dieser Koordination muss in den zuerst schlagenden

Theilen gesucht werden: das Tempo der Kammer ist durchaus von dem der Vorkammer resp. des Sinus oder, bei höheren Thieren, der Hohlvenen abhängig; an geschädigten Herzen kann freilich nach einzelnen Vorkammersystolen, z. B. jeder zweiten oder dritten, die Kammersystole ausbleiben, aber niemals tritt letztere von selber ohne erstere auf. Die Meisten nehmen daher an, dass die Koordination der Herzabschnitte auf nervösen Zwischengliedern beruht.

Speziell wird geltend gemacht, dass der isolirte Sinus so schnell pulsirt, wie das ganze Herz, der isolirte Vorhof dagegen viel langsamer (Lovén, Tigerstedt & Strömberg). Die Durchtrennung der zwischen den Ganglienhaufen eingeschalteten Verbindungsstränge, z. B. in der Vorhofsscheidewand, stört die Aufeinanderfolge der Kontraktionen (Eckhard u. A.; das Gegentheil behauptet F. Hofmann). Ja, es wird sogar angegeben, dass diese Verbindungen auch rückwärts die Kontraktion fortpflanzen (H. Munk). Ferner bewirkt Kompression zwischen Vorkammer und Kammer, dass letztere nicht mehr auf jede Vorhofssystole, sondern aussetzend nur auf jede zweite, dritte oder vierte eine Systole macht (Gaskell), ein Verhalten, das auch bei manchen Giftwirkungen und bei gewissen Graden von Vagusreizung (Mc William) beobachtet wird. Ueberhaupt sind für die Frequenz der einzelnen Herztheile nur Einwirkungen auf den Sinus massgebend (Gaskell). Am embryonalen Herzen des Hühnchens schreitet die Pulsation vom Vorhofs- zum Kammerabschnitt peristaltisch fort, niemals umgekehrt (Fano).

Auch am Säugethierherzen hat man mittels einer Klemme, welche ein Messer einzuführen gestattete, die Verbindungen zwischen Vorkammern und Kammern durchtrennt, wonach beide Theile weiter schlagen (Tigerstedt). Die Kammern arbeiten also selbstständig. Ein koordinirendes Centrum für dieselben soll in der Scheidewand zwischen oberem und mittlerem Drittel liegen; ein Stich in diese Stelle hebe die Rhythmik auf, so dass nur noch fibrilläre Zuckungen erfolgen (Kronecker & Schmey, vielfach bestritten).

Aber auch hier steht die Ansicht gegenüber (Kent, Engelmann u. A.), dass die Fortleitung der Erregung zwischen den Herzabschnitten ein rein muskulärer Akt sei, vermittelt durch Muskelbrücken zwischen den Herzabtheilungen, welche allerdings nur bei einigen Kaltblütern beobachtet sind (Gaskell, Engelmann); beim Embryo und bei niederen Thieren ist ohnehin diese Fortleitung eine einfache Peristaltik, welche in dem schlauchförmigen Herzen vom venösen zum arteriellen Ende abläuft. Am schwersten begreiflich ist hier die ausgeprägte Trennung zwischen Vorhofs- und Kammersystole; sie soll davon herrühren, dass die Muskelbrücke schmal ist und aus sehr langsam leitenden Zellen („Blockzellen“) besteht. Ein anderer Einwand, nämlich dass auf Reizung der Kammer die Schlagfolge nicht von dieser rückwärts, sondern von den Vorhöfen (Sinus) beginnend vorwärts geht, soll für frische und isolirte Herzen nicht zutreffen; nur an

absterbenden Herzen pflanzen sich Reize rückwärts schwerer fort als vorwärts („irreciproke Leitung“, ENGELMANN), und die angeführte Beobachtung soll auf Markreflexen beruhen (MUSKENS).

Nach Abtrennung des Hohlvenensinus steht das Froschherz still, während der Sinus weiter pulsirt (STANNIUS): auch bringen Schädlichkeiten, welche nur den Sinus treffen, das Herz zum Stillstand (v. BEZOLD). Wird das vom Sinus befreite, stillstehende Herz in der Atrioventrikulargrenze durchtrennt, so schlägt derjenige Theil wieder rhythmisch, in welchem der BIDDER'sche Haufen geblieben ist, gewöhnlich der Ventrikel, zuweilen aber die Vorkammern, oder auch beide Theile. Diese Pulsationen sind aber vorübergehend und scheinen auf mechanischer Reizung des BIDDER'schen Centrums zu beruhen. Das ruhende sinuslose Herz lässt sich durch einen Stich in der Atrioventrikulargrenze in vorübergehende Pulsationen versetzen (H. MUNK). Die Erklärung dieser STANNIUS'schen Versuche ist sehr streitig. Die Einen (HEIDENHAIN u. A.) schreiben den Stillstand nach Abtrennung des Sinus der mechanischen Reizung der durch den Sinus verlaufenden hemmenden Vagusfasern oder vielleicht Hemmungscentra (s. unten) zu; für diese Deutung spricht, dass Reizung des Sinus oft anhaltenden Stillstand bewirkt. Andere schreiben den Sinusganglien die eigentliche Automatie zu, und lassen den BIDDER'schen Haufen nur sekundär auf Reize, welche von jenen kommen, oder in Folge abnormer direkter Reize (s. oben) agiren. Eine dritte Annahme endlich (v. BEZOLD, SCHMIEDEBERG) erklärt den Stillstand des Herzens nach Abtrennung des Sinus aus Hemmungscentren in den Vorkammern, welche nach Abtrennung eines Theiles der bewegenden Ganglien (mit dem Sinus) über die noch vorhandenen im Ventrikel den Sieg davontragen; diese Annahme würde erklären, warum der abgetrennte Ventrikel wieder schlägt. Ueber einige toxikologische Thatsachen, welche für die Annahme hemmender Ganglien im Herzen angeführt werden, s. bei den Hemmungsnerven.

Gegen Schädigungen aller Art (Verletzungen, elektrische Einwirkungen, abnorme Ernährungsverhältnisse, s. oben) sind die Herzcentra sehr empfindlich. Namentlich tritt Aussetzen einzelner Pulse, oder ganzer Reihen von Pulsen auf; im letzteren Falle sind „Gruppen“ von Pulsen durch längere Pausen getrennt (LUCIANI). G a l v a n i s c h e S t r ö m e bewirken, wenn sie schwach sind, meist Beschleunigung: starke Ströme dagegen, namentlich tetanisirende, v e r n i c h t e n die Rhythmik, und sind also t ö d t l i c h; es bleiben nur wirkungsloses W ü h l e n und W o g e n übrig (LUDWIG & HOFFA, S. MAYER).

Das Froschherz ist gegen Ströme weit weniger empfindlich als das Warmblüterherz, und erholt sich nach der Oeffnung, letzteres nicht (HERMANN & NEUMANN); auch ist das Wühlen weniger regellos, meist laufen Wellen in der Richtung des Stromes ab (BERNSTEIN u. A.), ähnlich am abgekühlten Warmblüterherzen (LANGENDORFF & BÄTKE); der aufsteigende Strom wirkt am Säugethierherzen stärker als der absteigende (HERMANN & NEUMANN).

2) H e m m e n d e H e r z n e r v e n (v e r l a n g s a m e n d e u n d e r s c h l a f f e n d e.)

Der V a g u s hat die merkwürdige Eigenschaft, bei anhaltender (mechanischer, chemischer oder elektrischer) oder rhythmischer Reizung

die Herzkontraktionen zu verlangsamen und bei starker Reizung Stillstand des ganzen Herzens in Diastole zu bewirken (Ed. Weber, Budge). Er ist also für das Herz ein Hemmungsnerv.

Beide Vagi haben meist ungleich starke Wirkung. Ist der eine Nerv erschöpft, so schlägt das Herz wieder, kann aber in der Regel durch den anderen Vagus von Neuem zum Stillstand gebracht werden. Während des Stillstandes macht direkte Herzreizung eine einzelne Pulsation, jedoch nicht mehr bei starker Vagusreizung (Eckhard, Schiff). Bei schwacher Reizung wird zuweilen nur der Vorhofsschlag verlangsamt (Johansson & Tigerstedt), jedoch wird auch das Umgekehrte beobachtet, d. h. es setzen einzelne Kammerschläge aus (Mc William). Im Beginn der Vagusreizung erfolgt meist noch eine Kontraktion im alten Tempo, ehe die Verlangsamung oder der Stillstand eintritt; ebenso überdauert die Verlangsamung die Reizung eine Zeit lang; die Wirkung des Vagus hat also ein beträchtliches Latenzstadium und eine Nachwirkung (Donders). Bei neugeborenen Thieren ist die Vagusreizung zuweilen unwirksam (v. Anrep), ebenso bei Kaltblütern und bei Winterschläfern im Winterschlaf.

Die Wirksamkeit der Vagi wird durch zahlreiche Einwirkungen auf das Herz beeinflusst. Kälte hebt dieselbe auf, Wärme scheint sie zu begünstigen. Erhöhter Druck im Herzen vermindert die Vaguswirkung (Ludwig & Luchsinger), und verhindert den Stannius'schen Stillstand (Gaglio); überhaupt thun dies alle auf das Herz excitirend wirkenden Eingriffe. Die Wirksamkeit der Vagi wird ferner durch zahlreiche Gifte aufgehoben, besonders durch Kurare, Nikotin und Atropin. Nikotin bewirkt vorher die Erscheinungen der Vagusreizung (Verlangsamung oder Stillstand), Muskarin nur letztere.

Anatomisch lassen sich die Vagusfasern am Froschherzen bis zu den Atrioventrikularganglien verfolgen (die feinen an der Ventrikelaussenfläche des Säugethierherzens verlaufenden Fasern sind sensibel, Wooldridge), und Manche nehmen an, dass die Vagi auf alle Ganglien hemmend wirken. Andere lassen sie nur auf Sinus und Vorkammer oder nur auf das Hauptganglion des Sinus (p. 94) wirken, wofür u. A. angeführt wird (Klug; Sewall & Donaldson), dass zur Hemmung der Vorkammern schwächere Reizung genügt, als zu der der Kammer, und dass die Verminderung der Vaguswirkung durch Spannung der Herzwand (s. oben) nur eintritt, wenn die Sinus- oder Vorhofswand gespannt wird. Dass nach Abklemmung der Vorhöfe von den Kammern der Vagus auf letztere nicht mehr wirkt (Wooldridge, Tigerstedt), würde sich schon aus dem anatomischen Verlaufe der Vagusfasern erklären; ebenso dass am Froschherzen Reizung des Sinus die Erscheinungen der Vagusreizung macht.

Die angeführten Giftwirkungen fassen die Meisten als Lähmung der Endigungen

des Vagus im Herzen auf; Nikotin würde hiernach dieselben zuerst reizen und dann lähmen, Muskarin dieselben reizen. Da ferner der Nikotinstillstand durch Kurare und Atropin beseitigt wird, der Muskarinstillstand dagegen nur durch Atropin, so wird angenommen (Schmiedeberg), dass das Muskarin und Atropin auf mehr peripherische Hemmungsapparate des Herzens reizend resp. lähmend wirke, als Nikotin und Kurare; etwa die ersteren auf gangliöse Hemmungscentra, die letzteren auf die zu diesen tretenden Vagusendigungen, also eine ähnliche Annahme, wie die auf Grund der Zerstückelungsversuche von Einigen gemachte (p. 94 f.). Jedoch wird dieser Anschauung widersprochen (Luchsinger u. A.), indem die Stillstände als Lähmungszustände der motorischen Apparate und die sie beseitigenden Einwirkungen als Reizung derselben aufgefasst werden; der Unterschied in den Wirkungen der Gruppe Nikotin—Kurare einerseits, Muskarin—Atropin andererseits wäre hiernach ein nur gradueller, die letzteren Gifte die intensiveren.

Neben der Verlangsamung tritt auch eine Schwächung der Herzschläge bei der Vagusreizung ein; bei gewissen Reizungsarten, z. B. durch rhythmische Induktionsschläge, kann sogar Schwächung ohne Verlangsamung erfolgen (Coats, Gaskell, Heidenhain). Bei der Schildkröte rühren beide Wirkungen von verschiedenen Vagusfasern her, welche verschiedenen Verlauf im Herzen haben (Gaskell).

Ausserdem wird durch die Vagusreizung die Diastole verstärkt, was man schon an dem platteren Daliegen des Herzens im Vagusstillstande sieht (Heidenhain, Stefani); nach letzterem soll, wenn bei erhöhtem Druck im Herzbeutel die Diastole verhindert wird (p. 67), Vagusreizung dieselbe wiederherstellen, was als „aktive Diastole" zu deuten wäre.

Sehr wahrscheinlich ist es daher, dass dem Vagus ausser seiner verlangsamenden Wirkung auf die Herzganglien noch eine besondere Wirkung auf den Herzmuskel zukommt, und zwar durch besondere Fasern. Im Sinne des p. 92 Gesagten könnte man die letztere Wirkung als eine Verminderung des Tonus, d. h. des in der Diastole bleibenden Kontraktionsgrades bezeichnen. Uebrigens werden die Tonusschwankungen der Vorkammern durch Vagusreizung nicht beeinflusst (Fano).

Manche Autoren beziehen auch die Wirkung des Vagus auf den Rhythmus, wie auch die Einwirkungen der oben genannten Gifte, gar nicht auf nervöse Apparate des Herzens, sondern auf dessen Muskulatur, welche z. B. auch auf direkte Reize schwächer reagiren soll (Mc William). Jedoch sind diese Theorien noch nicht klar genug, um hier entwickelt zu werden. Eine Anzahl Gifte wirken dagegen sicher auf den Herzmuskel ein, indem sie den Tonus steigern, d. h. die Erschlaffung unvollständiger machen (Verkürzungsrückstände, vgl. Kap. VII.) und endlich systolischen Stillstand oder Todtenstarre hervorbringen: am dickwandigen Ventrikel tritt diese permanente Kontraktion früher auf als an den Vorhöfen, welche daher länger pulsiren; so wirken Veratrin, Antiarin, Digitalin, nach Gaskell und Ringer auch

die Alkalien. Nach Durchschneidung der Vagi unterhalb des Abgangs der Kehlkopfnerven werden bei Warmblütern Veränderungen am Herzfleisch beobachtet, welche einem trophischen Einfluss des Nerven zugeschrieben werden (Eichhorst, Fantino, Timofeew). — Ueber beschleunigende und verstärkende Wirkungen des Vagus s. sub 3).

Der Vagus enthält bei Säugern auch verengende Fasern für die Koronargefässe (Porter, Langendorff & Maass); die Hemmung oder Schwächung hierauf zurückzuführen, wäre am Säugethiere denkbar, aber nicht am Frosche. — Ueber die Wirkung des Vagus auf die elektromotorischen Eigenschaften des Herzens s. Kap. VII.

Tonus der Hemmungsapparate.

Bei Warmblütern bewirkt Durchschneidung eines, noch mehr beider Vagi Beschleunigung der Herzschläge. Die Vagi sind also bei Warmblütern beständig (tonisch) von ihrem Centralorgan im Kopfmark*) aus erregt. Direkte Reizung dieses Centrums macht bei allen Wirbelthieren Verlangsamung und Stillstand. Ausserdem bewirkt Reizung vieler sensibler Nerven, namentlich Klopfen der Baucheingeweide (Budge, Goltz), Verlangsamung und Stillstand, ein Erfolg, der nach Durchschneidung der Vagi wegfällt. Das Centrum steht also unter reflektorischer Wirkung zahlreicher Nerven, von deren beständiger Erregung der Tonus der Vagi bei Warmblütern herzurühren scheint (Bernstein).

Reflektorischer Herzstillstand ist bei folgenden Nerven beobachtet: Bauch- und Halsstrang des Sympathicus, Splanchnicus, Vagus selber (ein Vagus central gereizt, der andere intakt gelassen), die gewöhnlichen sensiblen Nerven. — Der Vagustonus wechselt auch aus centralen Ursachen; bei manchen Thieren, besonders beim Hunde, ist er in der Inspiratien vermindert**), die Pulsfrequenz also erhöht (p. 81). Stark vagusreizend wirkt die Dyspnoe (Traube, Donders), ebenso Blutandrang zum Gehirn (hiervon ist die p. 71 erwähnte Pulsverlangsamung beim Liegen wenigstens zum Theil herzuleiten, da sie nach Durchschneidung der Vagi geringer wird). Aufblasung der Lunge beschleunigt den Puls durch Herabsetzung des Vagustonus. — Starke sensible Reizung hemmt die Reflexe auf den Vagus, wie alle anderen Reflexe. — Bei Neugeborenen fehlt der Tonus der Vagi (Soltmann), ebenso im Winterschlaf.

*) Kopfmark wird in diesem Werke, einem Vorschlage von Goltz entsprechend, für die schleppenden Ausdrücke verlängertes Mark, Medulla oblongata, gesagt.

**) Die respiratorische Schwankung des Vagustonus verschiebt sich wegen des Latenzstadiums (p. 96) zeitlich in ihrer Wirkung auf die Pulsfrequenz, so dass einerseits nicht ganz klar ist, ob central die schwächere Erregung mit der Erregung der Inspiration oder der Exspiration zusammenfällt, andererseits das sehr verschiedene Verhalten der Thierarten begreiflich wird.

3) Beschleunigende und verstärkende Herznerven.

Reizung des Kopfmarks (nach Durchschneidung der Vagi) oder des Halsmarks bewirkt Zunahme der Pulsfrequenz durch Beschleunigungsnerven (Acceleratoren), welche durch die Rami communicantes der unteren Cervikalnerven und das Ganglion stellatum in den Plexus cardiacus eintreten, und in diesem Verlauf gereizt den gleichen Erfolg haben (v. Bezold, M. & E. Cyon, Schmiedeberg u. A.). Der Halssympathicus (v. Bezold) und der Vagus (s. unten) führen ebenfalls meistens beschleunigende Fasern. Das Centrum derselben scheint im Kopfmark zu liegen; es ist nicht beständig erregt; denn die Rückenmarksdurchschneidung bewirkt keine Verlangsamung des Herzschlags, wenn die indirekte Verlangsamung durch vorherige Durchschneidung der Splanchnici (s. unten) ausgeschlossen ist (Gebr. Cyon); durch Erstickung wird es erregt (Dastre & Morat).

Der zeitliche Verlauf der Acceleranswirkung (bei direkter Reizung) ist wesentlich von dem der Vaguswirkung verschieden, sie tritt viel langsamer ein, und schwindet langsamer. Wird Vagusreizung auf Acceleransreizung superponirt, so bewirkt sie dieselbe relative Verlangsamung wie sonst; die Wirkungen beider Nerven stören sich gegenseitig nicht, sie haben also wahrscheinlich verschiedene Angriffspunkte im Herzen und sind nicht blosse Antagonisten (Ludwig mit Schmiedeberg, Bowditch und Baxt). Jedoch wird auch einfacher Antagonismus behauptet (Hunt). Die Pulsbeschleunigung bei Muskelanstrengung (p. 71) soll auf Acceleransreizung beruhen (H. E. Hering).

Der Vagus enthält neben den hemmenden ebenfalls beschleunigende Fasern, seine Reizung wirkt nach Vergiftung mit Atropin (p. 96) beschleunigend (Schmiedeberg, Heidenhain). Sehr schwache Vagusreizung bewirkt zuweilen auch ohne Atropin Beschleunigung des Herzschlages (Schiff, Giannuzzi), ebenso chemische Reizung des Kopfmarks (Heidenhain). Die beschleunigenden Vagusfasern wirken zugleich verstärkend auf den Herzschlag (Heidenhain); nach Anderen (Pawlow, Hofmeister) giebt es besondere verstärkende Fasern im Vagus, welche aber im Halstheil fehlen und erst mit den beschleunigenden hinzutreten; sie verlaufen hauptsächlich im starken inneren Herzast des Vagus. Auch die Acceleratoren sollen verstärkende Fasern enthalten, da zuweilen nur Verstärkung eintritt (François-Franck).

b. Die Kontraktilität und Innervation der Gefässe.

Zahlreiche Thatsachen, wie die Schamröthe, die Erektion, die Zunahme der lokalen Blutfülle durch Wärme und die Abnahme durch Kälte deuten auf eine vom Herzen unabhängige Veränderlichkeit der Gefässweite und auf eine Einwirkung des Nervensystems. Da die Arterien in ihrer Media cirkuläre glatte Muskelfasern besitzen, ist die Veränderlichkeit ihres Lumens verständlich. Kontraktion dieser Muskeln verengt die Arterie und vermindert den

Blutzufluss zu ihrem Kapillarbezirk, macht daher Blässe, Kühle, Schrumpfung; Erschlaffung vermehrt den Blutzufluss und macht Röthe, Wärme und Schwellung. Die Kontraktion der Arterien kann Blutungen Einhalt thun (p. 89), und erklärt die Blutleere der Arterien in der Leiche.

Bei der Einwirkung der Wärme und Kälte auf die Haut mischen sich reflektorische Wirkungen in die direkte Gefässwirkung ein, so dass z. B. die erste Wirkung der Kälte häufig Gefässerweiterung ist (Hermann & Döhring, U. Mosso). Elektrische Hautreizung wirkt fast nur reflektorisch (Sewall & Sanford), so dass ihre direkte Wirkung auf die Gefässe unbekannt ist.

1) Arterienverengende Nerven (Vasomotoren).

Fast an allen Körpertheilen sind Nervenfasern nachgewiesen, deren Reizung die Gefässe verengt; man nennt sie vasomotorische oder konstriktorische Fasern. Durchschneidung dieser Fasern macht Gefässerweiterung, ein Zeichen, dass die motorischen Fasern eine centrale tonische Erregung, die Arterien einen Tonus besitzen.

Ueber den peripherischen Verlauf der vasomotorischen Fasern ist Folgendes festgestellt:

1) Kopf. Sie entspringen im unteren Theil des Halsmarks, und verlaufen im Halssympathicus (Bernard), am Kopf treten sie in die Bahnen verschiedener Hirnnerven, besonders des Trigeminus über. Bei manchen Thieren führt auch der Auricularis cervicalis direkt Gefässnerven zum Ohr (Schiff).

2) Brusteingeweide. Sie entspringen vom Hals- und oberen Dorsalmark und gehen durch das 1. Brustganglion (Brown-Séquard u. A.); dass ein Theil auch im Halssympathicus verläuft (Bokay), wird bestritten (François-Franck). Der Vagus enthält keine Gefässnerven für die Lunge (O. Frey u. A.), dagegen solche für die Herzgefässe (p. 98), daneben auch erweiternde (Langendorff & Maass).

3) Baucheingeweide. Sie entspringen vom Brustmark und verlaufen im Splanchnicus, welcher durch die grosse Kapazität des Bauchgefässbezirks der einflussreichste Gefässnerv ist (v. Bezold, Cyon & Ludwig); vom Splanchnicus treten sie durch die abdominalen Ganglien in den Plexus coeliacus, lienalis, mesentericus, renalis etc. über.

4) Extremitäten. Sie entspringen aus gewissen Theilen des Rückenmarks, im Allgemeinen nicht zusammen mit den sonstigen Nerven der betr. Extremitäten; erst durch Vermittelung des Sympathicus gehen sie in die vorderen Spinalwurzeln oder den peripheren Verlauf der Extremitätennerven über, jedoch führen die Wurzeln auch eine Anzahl direkter Fasern (Schiff, Bernard, Pflüger, Cyon u. A.). An

der hinteren Extremität verlaufen die Vasomotoren für die Innenfläche des Oberschenkels hauptsächlich im Cruralis, die übrigen hauptsächlich im Ischiadicus; die mehr peripherischen Theile sind reichlicher mit Gefässnerven versehen (Lewaschew).

Den Zustand der Gefässe nach der Durchschneidung oder Reizung von Gefässnerven beurtheilt man entweder nach dem makro- oder mikroskopischen Anblick, oder nach der Temperatur des Gliedes, oder nach dessen plethysmographisch registrirtem Volum. Splanchnicusreizung kann bis 27 pCt. der ganzen Blutmenge aus dem Gefässbereich des Abdomen verdrängen (Mall). Die Gefässnerven haben eine Latenzzeit von 1—1,5 Sek., welche in der Wärme kürzer, in der Kälte sehr lang wird (bis 8 Sek.).

2) Arterienerweiternde Nerven (Vasodilatatoren).

An manchen Körpertheilen kommen Gefässerweiterungen unter dem Einfluss des Nervensystems vor, wie die Erectio penis, die Schwellung des Hahnenkammes, welche ihrer Natur nach nicht gut aus blossem Nachlass der Erregung der vasomotorischen Nerven erklärbar sind. Nachdem nun an einzelnen Körperstellen aktive Gefässerweiterung auf Reizung gewisser Nerven beobachtet war, ist später fast überall das Dasein gefässerweiternder Fasern neben den verengenden festgestellt. Da gefässerweiternde Muskeln nicht nachweisbar sind, vermuthet man, dass die erweiternden Nerven den von den vasomotorischen Nerven oder peripherischen Ganglien (s. unten) erregten Tonus durch Einwirkung auf die Gefässe oder Ganglien hemmen. Durchschneidung gefässerweiternder Nerven bewirkt keine Verengung, sie besitzen also keinen Tonus.

Die erstentdeckten und zugleich sichersten Erweiterungsfasern sind solche, welche nicht mit verengenden zusammen verlaufen. So enthält die Chorda tympani Erweiterungsfasern für die Submaxillardrüse (Bernard) und den vorderen Zungenabschnitt (Vulpian), der Glossopharyngeus für die Parotis und den hinteren Zungenabschnitt (Vulpian), der Trigeminus für Konjunktiva, Lippen- und Wangenschleimhaut (Vulpian), die Nervi erigentes für die Arterien und die Corpora cavernosa des Penis (Eckhard, Lovén). Am Ohre ist die Existenz dilatirender Fasern schon frühzeitig dadurch erwiesen, dass dasselbe nach Durchschneidung des Halssympathicus noch sich bei psychischer Erregung des Thieres röthet (Schiff). Beim Hunde enthält der Halssympathicus selbst auch gefässerweiternde Fasern für Lippen, Zahnfleisch und Wangenschleimhaut; beim Kaninchen wirkt nur der Brusttheil auf die Kopfgefässe erweiternd, der Halstheil verengend, woraus geschlossen wird, dass die Erweiterungsnerven in das oberste Brust- und unterste

Halsganglion eintreten und dort hemmend auf die Station machenden Verengerer wirken (DASTRE & MORAT). Der Vagus wirkt gefässerweiternd auf das Herz (p. 100) und die Abdominalorgane. An den Extremitäten sind die erweiternden Fasern schwer von den verengenden experimentell zu trennen, weil beiderlei Fasern in gleicher Bahn verlaufen; Reizung des Ischiadicus wirkt auf die Hautgefässe der Pfote je nach Umständen verengend oder erweiternd (GOLTZ); bei schwachen rhythmischen Reizen, sowie einige Tage nach Durchschneidung des Nerven ist die Erweiterung begünstigt (HEIDENHAIN, LUCHSINGER, BOWDITCH), die Erweiterungsnerven scheinen also erregbarer zu sein und langsamer zu degeneriren. Bei Neugeborenen sind sie wenig erregbar (ALBERTONI). Bei verengten Hautgefässen (in der Kälte) macht die Reizung Erweiterung, bei erweiterten (in der Wärme) Verengung (LÉPINE, BERNSTEIN).

Bei Reizung eines Muskels vom Nerven aus erweitern sich gleichzeitig mit der Kontraktion die Muskelgefässe (LUDWIG & SCZELKOW); diese Erweiterung tritt auch ohne die Kontraktion, bei kurarisirten Thieren ein, und beruht auf der Mitreizung gefässerweiternder Fasern im Nervenstamm, welcher daneben auch gefässverengende enthält (LUDWIG mit HAFIZ, GASKELL u. A.).

Ueber sog. pseudomotorische Wirkungen der gefässerweiternden Nerven s. Kap. X. sub III. 3.

Der Verlauf der gefässerweiternden Fasern ist im Allgemeinen der gleiche, wie der der verengenden; der Austritt aus dem Rückenmark erfolgt durch die vorderen Wurzeln (VULPIAN, GASKELL), nach Anderen (STRICKER, MORAT) durch die hinteren (s. Kap. XI.).

3) Venennerven.

Ueber Innervation der Venen sind erst wenige Beobachtungen gemacht. Nach Unterbindung der zuführenden Arterien beobachtet man Verengerung der Pfortader auf Reizung des Splanchnicus (MALL), ungleichmässige Venenverengerungen am Schenkel auf Reizung des Ischiadicus (W. H. THOMPSON) und Erweiterung der Zungenvenen auf Reizung des Lingualis (DURDUFI). — Von Innervation der Kapillaren, deren Kontraktilität überhaupt zweifelhaft ist (p. 85), ist Nichts bekannt.

4) Gefässcentra und deren Erregung.

Das Gefässcentrum im Kopfmark.

Nach Zerstörung des Kopfmarks oder Durchschneidung des Halsmarks verlieren sämmtliche Gefässe ihren Tonus, der arterielle Blutdruck sinkt fast auf Null und das anämische Herz arbeitet fruchtlos. Reizung der genannten Bezirke verengt dagegen alle Körpergefässe, der arterielle Blutdruck steigt mächtig und das Herz schwillt

an (LUDWIG & THIRY). Im Kopfmark liegt also ein allgemeines gefässverengendes Centrum (Gefässcentrum).

Die tonische Erregung desselben ist von mannigfachen Umständen abhängig; tonuserhöhende (in Folge dessen blutdruckerhöhende) Einwirkungen nennt man pressorische, vermindernde depressorische. Schon normal kommen centrale Schwankungen des Blutdrucks vor; stark pressorisch wirkt die Dyspnoe und Erstickung, ebenso die Einathmung stark kohlensäurereicher Luft, sowie lokale Hirndyspnoe durch Verschluss der Hirnarterien, alles Einwirkungen, welche auch die übrigen Centra des Kopfmarks erregen, besonders das Athmungscentrum. Die Erregung des Gefässcentrums nimmt sogar, wenn sie stark ist, einen dem respiratorischen synchronischen Rhythmus an (TRAUBE-HERING'sche Blutdruckschwankungen), auf welchen von Einigen die respiratorischen Blutdruckschwankungen zurückgeführt werden (vgl. p. 81). Daneben kommen auch andere langsame Schwankungen des Gefässtonus vor (S. MAYER u. A.).

Ausserdem giebt es pressorische und depressorische Nerven, deren Wirkung entweder auf Erregung resp. Hemmung des Gefässcentrums oder auch auf entgegengesetzte Beeinflussung eines Erweiterungscentrums zurückgeführt werden kann. Dasselbe gilt von den psychischen Einwirkungen auf die Gefässe (Schamröthe, Erektion etc.), welche aus Verbindungen des Grosshirns mit den Centren des Kopfmarks erklärt werden müssen.

Der zuerst entdeckte depressorische Nerv ist ein Vagusast, welcher vom Herzen kommt und als Nerv. depressor bezeichnet wurde (LUDWIG & CYON); der Vagus wirkt im übrigen wie andere sensible Nerven. Die meisten sensiblen Nerven enthalten pressorische und depressorische Fasern, und der Reizeffekt kann durch Temperatur und andere die relative Erregbarkeit derselben beeinflussende Umstände verändert werden (HUNT). Schmerzhafte Reizung von Nerven (auch sympathischen, z. B. Splanchnicus), Haut, Schleimhäuten, inneren Organen erhöht den Blutdruck (LOVÉN u. A.), wirkt aber trotzdem erweiternd auf die Gefässe der Haut und der Muskeln (HEIDENHAIN) und des Gehirns (WERTHEIMER); vermuthlich verengen sich also hauptsächlich die Gefässe der Eingeweide, was auch direkt nachweisbar ist (WERTHEIMER). Der Ausdruck pressorisch und depressorisch bezeichnet also nur den resultirenden Effekt der lokalen Verengungs- und Erweiterungsreflexe. Elektrische Hautreizung macht lokal, wenn sie schwach ist, Erweiterung, wenn stark, Verengerung der Gefässe (SEWALL & SANFORD). Mechanische Reizung der Scheiden- und Mastdarmschleimhaut wirkt beim Hunde depressorisch (BELFIELD); ebenso mechanische Reizung blosgelegter Muskeln (KLEEN). Die Erfolge sind ausserdem wechselnd nach Art und Zustand des Thieres und nach dem Modus der Reizung.

Andere Gefässcentra.

Der nach Durchschneidung des Rückenmarks verschwindende Tonus

der Arterien stellt sich nach einiger Zeit wieder her, um nach Zerstörung des unteren Markabschnittes von Neuem zu verschwinden. Dies beweist, dass die vasomotorischen Nerven in ihrem Verlauf durch das Mark, wie alle übrigen Nerven (vgl. Centralorgane), in der grauen Substanz Station machen und hier centralen Erregungen zugänglich sind (Goltz, Vulpian). Diese spinalen Gefässcentren sind auch reflektorischer (pressorischer und depressorischer), sowie dypnoischer und thermischer Erregung fähig, aber weniger erregbar als das Centrum im Kopfmark.

Da Zerstörung des Rückenmarks die pressorische Wirkung der centralen Splanchnicusreizung nicht ganz beseitigt, wohl aber Durchschneidung des Grenzstrangs am 9. Brustwirbel, so wird auch den sympathischen Brustganglien reflektorische Gefässinnervation zugeschrieben (Roschansky).

Auch nach Durchschneidung der Gefässnerven selbst stellt sich der Arterientonus wieder her (Schiff, Paneth, bestritten von Pye-Smith). Dies deutet auf die Existenz noch weiterer peripherischer (ganglióser) Gefässcentra, durch welche auch die Erscheinungen der lokalen Gefässerweiterung bei Entzündung (p. 86), durch Wärme (p. 99), ferner die Wirkung der gefässerweiternden Nerven (p. 101) u. dgl. vielleicht erklärbar sind.

Auch an entnervten Gefässgebieten, sogar an ausgeschnittenen Organen (Ludwig & Mosso), zeigt sich dyspnoische Verengerung der Gefässe, besonders bei Wiedererholung des erstickten Organes, wobei seine Erregbarkeit zunimmt, während der dyspnoische Reiz noch fortbesteht (Luchsinger, S. Mayer). Nach Anderen (Stefani) ist die lokale Wirkung dyspnoischen Blutes erweiternd. Auch diese Erscheinungen beruhen möglicherweise auf peripherischen Ganglien.

Manche Gefässgebiete besitzen selbstständige, vom Herzen unabhängige Pulsationen oder wenigstens langsame Kapazitätsschwankungen (z. B. die Milz, die Ohrarterien des Kaninchens, die Schwimmhautgefässe des Frosches), welche zum Theil auch von Gefässnerven unabhängig sind. Langsame selbstständige Venenpulsation besitzt die Flughaut der Fledermaus, ebenfalls von zutretenden Nerven unabhängig (Luchsinger). Manche andere pulsirende Gebilde haben herzartig verdickte Muskulatur (Axillarherz der Chimaeren, Bulbus aortae der Amphibien und Fische, vgl. p. 62, 93), und sind also als accessorische Herzen zu betrachten, wie ja das Herz nichts anderes ist als ein Gefässstück mit sehr entwickelter und automatisch arbeitender Muskulatur. Die Pulsation der Hohlvenen ist schon p. 93 erwähnt.

Die komplizirten Verhältnisse der Gefässinnervation deuten auf eine nervöse Regulirung des allgemeinen Blut-

druckes und der lokalen Blutzufuhr hin, für deren vollkommenes Verständniss die bisher bekannten Thatsachen noch nicht ausreichen. Hier mag zugleich erwähnt werden, dass die Innenwand der Gefässe empfindlich ist, anscheinend am meisten diejenige der Arterien.

Anhang. Bleibende Veränderungen im Kreislauf. Nach Verschluss von Arterien sieht man häufig im peripherischen Abschnitte normalen Kreislauf durch Erweiterung anastomotischer Bahnen sich herstellen (sog. Kollateralkreislauf). Die blosse Druckerhöhung im oberen Abschnitt (Talma) reicht zur Erklärung nicht aus. In Gliedern, deren Nerven durchschnitten sind, stellt sich der Kollateralkreislauf weniger sicher her, woraus auf Betheiligung der Innervation zu schliessen ist; dieselbe besteht möglicherweise in dyspnoischen Reizzuständen des blutarmen Theils, welche zu reflektorischer Gefässerweiterung führen (Stefani), jedoch sind auch morphologische Veränderungen im Spiele (Nothnagel). Die Annahme einer Art Anziehungskraft anämischer Gewebe auf das Blut (Bier) ist kaum verständlich. — Ein gewissermassen entgegengesetzter, noch weniger aufgeklärter Vorgang ist der Verschluss des Foramen ovale, Ductus Botalli und der Umbilikalgefässe nach der Geburt, für welchen ebenfalls neben den morphologischen funktionelle Momente (Druckabnahme, kontraktile Verengerung) angeführt werden: am Verschluss des Ductus Botalli ist eine Klappenbildung betheiligt (Zuntz, Strassmann).

Zweites Kapitel.

Die Athmung.

Bei allen Thieren bemerkt man während des ganzen Lebens eine Aufnahme von Sauerstoff aus dem umgebenden Medium (Luft oder Wasser) und eine Abgabe von Kohlensäure an dasselbe. Dieser Prozess, und überhaupt derjenige Theil des Stoffwechsels, welcher gasförmige Stoffe betrifft, heisst Athmung oder Respiration. Kein Thier kann die Athmung auf die Dauer entbehren; Unterbrechung derselben, z. B. Aufzehrung des ganzen Sauerstoffvorrathes bei Einschliessung in eine beschränkte Luft- resp. Wassermenge, bewirkt den Tod, welcher in diesem Falle Erstickung heisst. Kaltblütige Thiere verzehren einen gegebenen Sauerstoffvorrath viel langsamer als gleich grosse Warmblüter, und ersticken auch nach plötzlichen Unterbrechungen der Athmung viel später.

Die atmosphärische Luft ist eine Mischung von etwa $^1/_5$ (0,2096) Vol. Sauerstoff und $^4/_5$ (0,7904) Vol. Stickstoff (einschliesslich etwa 0,009 Argon etc.), einer sehr geringen, schwankenden Menge (0,0003—0,0005 Vol.) Kohlensäure und einer ebenfalls schwankenden Menge Wasserdampf (deren Maximum von der Temperatur abhängt). Diese Mischung steht unter einem Druck von etwa 760 mm Hg

(für Meereshöhe). — Das zur Athmung vieler Organismen dienende Wasser enthält ausser etwas Stickstoff und Kohlensäure bei 15 ° C. und 760 mm Barometerstand höchstens $^1/_{160}$ (0,0062) seines Volums an Sauerstoff in Lösung. Die im Wasser lebenden Thiere haben dem entsprechend ein verhältnissmässig geringes Sauerstoffbedürfniss. Die Spannung des Sauerstoffs (s. unten) ist jedoch dieselbe wie in der Luft. Dass nur die absorbirte Luft das Athmen unterhält, folgt daraus, dass Fische in ausgekochtem Wasser sofort, in luftdicht eingeschlossenem bald sterben.

Als eigentlicher Sitz des Sauerstoffverbrauchs und der Kohlensäurebildung sind die Gewebe erkannt worden, das Blut aber als Vermittler ihres Gasaustausches mit dem äusseren Medium. Das Blut tritt mit diesem Medium in Verkehr, indem es ihm Sauerstoff entnimmt und Kohlensäure übergiebt, wobei es selber arteriell wird, und andererseits mit den Geweben, indem es ihnen Kohlensäure entnimmt und Sauerstoff übergiebt und selber venös wird. Der erstere Verkehr, welcher an den dem Athmungsmedium exponirten Körperoberflächen, besonders aber in den Athmungsorganen geschieht, heisst äussere Athmung oder kurzweg Athmung; der letztere, welcher sich in allen Geweben vollzieht, innere Athmung.

Geschichtliches (grösstentheils nach Zuntz). Aristoteles hielt die Abkühlung des Blutes durch die Luft, resp. das Wasser, für den Zweck der Athmung; die eingeathmete Luft sollte in das Herz eindringen und sich in den Arterien im ganzen Körper verbreiten (vgl. p. 58). Dass die Luft eine ähnliche Rolle spiele wie für die Unterhaltung der Flamme, erkannten zuerst Leonardo da Vinci und van Helmont; letzterer und Boyle erkannten (Mitte des 17. Jahrhunderts), dass die Luft durch die Athmung verdorben wird und der Erneuerung bedarf, Jac. Bernoulli, dass nur der Luftgehalt des Wassers die Fische erhält. Das Sauerstoffgas und seine Beziehung zur Verbrennung und zur Athmung entdeckte Mayow schon vor 1674, aber erst ein Jahrhundert später wurde diese Kenntniss durch Priestley und Lavoisier zum Gemeingut. Ersterer fand ferner, dass das schon 1665 von Fracassati bemerkte Hellrothwerden venösen Blutes an der Luft und in den Lungen (letzteres 1669 von Lower entdeckt) vom Sauerstoff herrührt, und dass die Pflanzen Sauerstoff exhaliren. Lavoisier wies nach, dass die von van Helmont entdeckte und von Black 1757 in der Exspirationsluft nachgewiesene Kohlensäure aus der Verbrennung thierischen Kohlenstoffs durch den eingeathmeten Sauerstoff entsteht, dass ein anderer Theil dieses Sauerstoffs zur Wasserbildung verwandt wird und dass die thierische Wärme von diesem Verbrennungsprozesse herrührt. Im Irrthum war er nur insofern, als er denselben in die Lunge verlegte; dieser Irrthum wurde erst in unserem Jahrhundert durch die Entdeckung und Untersuchung der Blutgase (zuerst 1838 durch G. Magnus, dann namentlich durch L. Meyer) gründlich beseitigt, indem sich fand, dass der Sauerstoff in den Lungen zwar in's Blut übergeht, aber mit demselben die Lungen verlässt, die Kohlensäure aber mit dem venösen Blute den Lungen fertig zugeführt wird. Der Ort der Kohlensäurebildung und des Sauerstoffverbrauchs wurde erst durch G. Liebig, besonders aber durch Pflüger, in die Gewebe verlegt. Dass auch in den Geweben die Kohlen-

säurebildung nicht auf unmittelbarer Verbrennung mittels des in ihnen enthaltenen Sauerstoffs, sondern auf Spaltungsprozessen beruht, ist erst in den letzten Jahrzehnten, zuerst 1867 an den Muskeln, erwiesen worden.

Ueber die Mechanik der Athembewegung war man, obwohl Borelli schon 1680 die Athembewegung und die Passivität der Lungen sehr gut beschreibt, bis zu Haller noch vielfach im Unklaren, indem Viele behaupteten, dass der Pleuraraum Luft enthalte, was Haller widerlegte. Die Lehre von der Innervation der Athmung beginnt erst mit Le Gallois, welcher 1812 zeigte, dass die Athmung vom Kopfmark aus unterhalten wird; 1842 bestimmte Flourens die Lage des Centrums genauer. Auch die Beziehung des Vagus zur Athmung wurde von Le Gallois zuerst erkannt, und namentlich durch L. Traube (1847) und J. Rosenthal (1862) weiter aufgeklärt.

I. Die chemischen Vorgänge bei der Athmung.

1. Die Blutgase.

Das Blut enthält beständig einen Vorrath an Gasen, deren Untersuchung (hauptsächlich durch G. Magnus, Lothar Meyer, Ludwig, Pflüger und deren Schüler) erst das volle Verständniss des Athmungsprozesses ermöglicht hat.

Physikalische Vorbemerkungen. Das Grundgesetz für die Absorption von Gasen durch Flüssigkeiten (Henry-Dalton-Bunsen'sches Gesetz) lautet: Die Volumeinheit einer Flüssigkeit kann bei gegebener Temperatur ein bestimmtes Volum eines Gases aufnehmen, welches als Absorptionskoëffizient der Flüssigkeit für das Gas bezeichnet wird. Der Absorptionskoëffizient nimmt bei zunehmender Temperatur nach einem in jedem Einzelfall besonderen Gesetze ab und wird beim Siedepunkt der Flüssigkeit Null. Vom Druck ist der Absorptionskoëffizient unabhängig, woraus mit Zuhilfenahme des Mariotte'schen Gesetzes folgt, dass die aufgenommenen Gasgewichte dem Druck proportional sind. Da verschiedene Gase aufeinander keinen Druck ausüben, so ist unter Druck hier nur der Partiardruck des betr. Gases zu verstehen. Wasser absorbirt z. B. aus der Atmosphäre nur soviel Sauerstoff als dem Partiardruck des Sauerstoffs in der Atmosphäre, also etwa $^{760}/_{5} = 152$ mm Hg entspricht. — Man kann also ein absorbirtes Gas aus einer Flüssigkeit austreiben: 1. indem man sie in ein Vakuum bringt, das beständig erneuert wird; 2. indem man sie in einen Raum bringt, der von dem betr. Gase frei ist und frei gehalten wird, also z. B. durch Hindurchleiten eines fremden Gases durch die Flüssigkeit; 3. durch Erhöhung der Temperatur, bis zum Siedepunkt.

Gewisse Gase gehen mit bestimmten Körpern chemische Verbindungen (nach Aequivalentverhältnissen) ein, welche jedoch sich dissoziiren, wenn sie mit einem Raume in Berührung sind, in welchem der Partiardruck des betr. Gases unterhalb einer gewissen Grenze liegt. Dieser Minimaldruck, der für das Bestehen der Verbindung Bedingung ist, ist für jeden einzelnen Fall eine Konstante, die jedoch mit steigender Temperatur (ähnlich den Absorptionskoëffizienten) abnimmt. Aus diesen lockeren chemischen Gasverbindungen kann daher das Gas auf dieselbe Weise ausgetrieben werden wie aus blossen absorptiven Lösungen (durch das Vakuum, durch fremde Gase und durch Erwärmung). Sie unterscheiden sich aber von

letzteren dadurch, dass bei Steigerung des Partiardruckes über die erwähnte Grenze die aufgenommenen Mengen nicht mit dem Drucke wachsen. — Sind Körper, welche ein Gas locker chemisch binden, in einer Flüssigkeit gelöst, so findet neben der chemischen Bindung auch Absorption durch das Lösungsmittel selbst, seinem Absorptionskoëffizienten entsprechend statt; die absorbirten Gewichtsmengen sind dann also zu einem Theil dem Druck proportional, zu einem andern vom Druck unabhängig.

Der Grund der Abhängigkeit der aufgenommenen Gasmengen vom Partiardruck liegt offenbar darin, dass jedes aufgenommene Gas eine Spannung besitzt, vermöge welcher es an der Oberfläche der Flüssigkeit zu entweichen strebt; ist diese Spannung gleich dem Partiardruck des Gases im Raume über der Flüssigkeit, so findet Gleichgewicht statt; ist sie grösser oder kleiner, so findet Austritt oder Aufnahme statt, bis das Gleichgewicht hergestellt ist. Im Gleichgewichtszustande, der sich nach einiger Zeit jedesmal herstellt (durch Schütteln beschleunigt), ist also der Partiardruck jedes Gases im Raum ein direkter Ausdruck für die Spannung desselben Gases in der Flüssigkeit. Führt man den Begriff Spannung in die oben angedeuteten Gesetze ein, so lauten dieselben: 1. Bei einfacher physikalischer Absorption ist die Spannung eines aufgenommenen Gases a) abhängig von der Natur der Flüssigkeit und des Gases, b) proportional der aufgenommenen in Gewichten ausgedrückten Menge, c) abhängig von der Temperatur, mit welcher sie im Allgemeinen zunimmt, um beim Siedepunkt so gross zu werden, als wenn die Flüssigkeit nicht vorhanden wäre. 2. Enthält die Flüssigkeit einen das Gas locker chemisch bindenden Körper, so ist die Spannung nicht der ganzen aufgenommenen Menge proportional, sondern nur dem Ueberschuss über die zur Sättigung des bindenden Körpers nöthige Menge; ist der Körper nicht gesättigt, so bewirkt weitere Aufnahme des Gases keine Zunahme der Spannung, sondern diese bleibt bis zur Sättigung gleich dem oben erwähnten Grenzpartiardruck, der aber von der Temperatur abhängig ist.

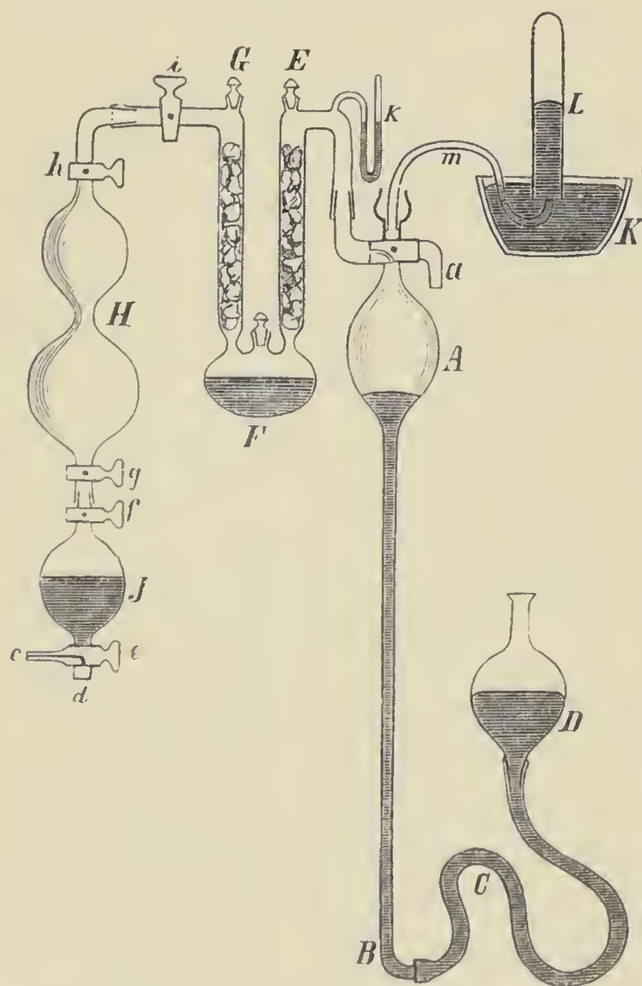


Fig. 20.

Zur Entbindung, sowie zur qualitativen und quantitativen Bestimmung des Gasgehaltes einer Flüssigkeit, z. B. des Blutes, kann man eins der drei oben genannten Mittel, oder eine Kombination mehrerer derselben (z. B. Auskochen im Vakuum der Luftpumpe oder des Barometers) benutzen. Am besten ist die von Pflüger benutzte Quecksilber-Gaspumpe in der Helmholtz-Geissler'schen Form, welche gestattet, ein Glasgefäss vollkommen zu evacuiren, das Blut direkt aus der Ader in

das Vakuum eintreten zu lassen, die Gase zu sammeln und aufzufangen und das Vakuum zu erneuern. Fig. 20 stellt diese ganz aus Glas bestehende Pumpe schematisch dar. *AB* ist ein oben kugelförmig erweitertes Barometerrohr, das durch den Schlauch *C* mit der Helmholtz'schen Füllkugel *D* kommunizirt. Das in letzterer befindliche Quecksilber steigt beim Heben von *D* in die Kugel *A* bis über den Hahn *a*; wird *a* geschlossen und *D* gesenkt, so bildet sich in *A* ein Toricelli-sches Vakuum; dies wird wie ein Pumpenstiefel benutzt, um die Räume *EFGHJ* zu evakuiren, indem der Raum *A* leer mit *EJ* verbunden und die eingetretene Luft durch Drehung von *a* und Hebung von *D* in's Freie entleert wird. Nach vollständiger Evakuirung wird Blut in die Kugel *J* eingelassen, indem eine Arterie mit der Bohrung *c* verbunden, und sobald das Blut bei *d* austritt, der Hahn *c* um 180° gedreht wird. Das Blut kocht in das Schaumgefäss *H* hinein und fliesst in *J* zurück. Das Kochen wird unterstützt, indem *J* in warmes Wasser getaucht und der Wasserdampf des Blutes durch die Trockenröhren *EFG* absorbirt wird. Das Gas wird in ähnlicher Weise wie vorher die Luft in die Kugel *A* übergesogen, aber nicht in's Freie, sondern durch das Rohr *m* in die Quecksilberwanne *K* und das Rohr *L* entleert. — Wegen der Sauerstoffzehrung (s. unten sub 4) muss man, um den wahren Gasgehalt des Blutes zu erhalten, dasselbe sofort nach der Entleerung entgasen oder bis zur Entgasung in Eis aufbewahren. — Um die Frage zu entscheiden, ob Gase im Blute einfach absorbirt oder locker chemisch gebunden sind, dienen Absorptionsversuche an entgastem Blute unter verschiedenen Drücken, oder Spannungsbestimmungen.

Zur Bestimmung der Gasspannungen einer Blutart hat man dieselbe nur mit einem abgeschlossenen Gasquantum zu schütteln; die Gasspannungen des letzteren nach dem Schütteln (ermittelt aus der Zusammensetzung und dem Gesammtdruck) sind dann ein direktes Maass für die Gasspannungen im Blute (Ludwig). Der Versuch misst strenggenommen nur die Spannungen des Blutes am Ende des Schüttelns; er ist also um so richtiger, je weniger das Blut durch das Schütteln seine Gasspannung verändert, d. h. je grösser die verwendete Blutportion, je kleiner die verwendete Gasportion, endlich je näher diese schon von vornherein der Gasspannung des Blutes entspricht. Am richtigsten ist es, zwei Blutproben mit zwei Gasportionen zu schütteln, deren eine etwas höhere, deren andere etwas niedrigere Spannung besitzt als das zu untersuchende Blut, und aus beiden gefundenen Spannungen das Mittel zu nehmen („Aërotonometer", Pflüger & Strassburg).

1. *Sauerstoffgas* ist stets in grossen Mengen im Blute, im arteriellen mehr als im venösen. Das Verhalten gasfreien Blutes gegen Sauerstoffgas zeigt, dass letzteres von Blut nicht blos absorbirt, sondern zum grössten Theil chemisch gebunden wird. Die Sauerstoffaufnahme ist nämlich (dem Gewichte nach) vom Drucke bis auf einen kleinen Theil ganz unabhängig, folgt also nicht dem Dalton-schen Gesetz. Blosses Plasma oder Serum wirken nur absorbirend und zwar ebensoviel, wie der dem Dalton'schen Gesetze folgende (absorbirte) Theil des vom Blute im Ganzen aufgenommenen Sauerstoffs beträgt (L. Meyer). Man muss deshalb annehmen, dass der Sauerstoff

von einer in den Blutkörperchen enthaltenen Substanz locker chemisch gebunden, vom Wasser des Blutes aber nur absorbirt wird.

Als die den Sauerstoff locker chemisch bindende Substanz hat sich das Hämoglobin ergeben, dessen bezügliche Eigenschaften schon p. 47 ff. erörtert sind. Das Blut verhält sich gegen Sauerstoff chemisch und optisch wie eine gleich starke Hämoglobinlösung, jedoch findet die Sauerstoffaufnahme, wahrscheinlich wegen der grossen Oberfläche der Blutkörperchen, viel schneller statt. Ueber Menge und Spannung des Sauerstoffs im Blute s. unten.

Der Sauerstoff des Blutes wird an oxydirbare Substanzen so leicht abgegeben, dass man vermuthet hat, er besitze die Form des aktiven Sauerstoffs oder Ozons O_3. Hierfür werden folgende Eigenschaften des Blutes angeführt: 1. Das Blut, die Blutkörperchen und das Hämoglobin sind sog. „Ozonüberträger", d. h. sie vermögen das Ozon von ozonhaltigen Körpern (längere Zeit aufbewahrtes Terpenthinöl) auf leicht oxydirbare Substanzen (Ozonreagentien, z. B. Guajaktinktur, welche sich durch Oxydation bläut) augenblicklich zu übertragen (Schoenbein, His); hierfür ist es gleichgiltig, ob das Blut oder Hämoglobin sauerstoffhaltig ist oder nicht (z. B. mit CO gesättigt). 2. Blut und Hämoglobin können selbst Sauerstoff ozonisiren, also bei Gegenwart von Luft die Guajaktinktur bläuen (A. Schmidt); enthält das Blut selbst Sauerstoff, so ist die Gegenwart von Luft für die Reaktion nicht nöthig, wohl aber, wenn es mit CO gesättigt ist (Kühne & Scholz). Die Gegenwart von Ozon im Blute ist also hierdurch nicht bewiesen; aber selbst das Ozonisirungsvermögen des Blutes ist zweifelhaft, weil zum Gelingen aller besprochenen Versuche Zersetzung des Hämoglobins Bedingung ist (Pflüger).

2. *Kohlensäure* bildet den überwiegenden Theil des Gasgehaltes im Blute und ist im venösen Blute reichlicher enthalten als im arteriellen. Ein Theil der Kohlensäure ist, dem hohen Absorptionskoëffizienten dieses Gases entsprechend (1,8 für 0°, 1,0 für 15°), ohne Zweifel vom Wasser des Blutes absorbirt, aber der ganze Gehalt auspumpbar. Man unterschied früher ausser der auspumpbaren noch festgebundene, d. h. nur durch Säuren austreibbare Kohlensäure, jedoch wird mit den vervollkommneten Methoden der ganze Kohlensäuregehalt an das trockene Vacuum abgegeben (Setschenow, Pflüger), ja sogar künstlich zugesetzte Soda zersetzt (Pflüger), und zwar ohne dass etwa eine Säurebildung durch Zersetzung angenommen werden darf, denn die alkalische Reaktion bleibt unverändert (Zuntz). Entgastes Blut bindet Kohlensäure zum Theil abhängig, zum Theil unabhängig vom Druck (L. Meyer), d. h. es findet theils Absorption, theils chemische Bindung statt. Die Art dieser Bindung ist aber bei Weitem nicht so klar, wie beim Sauerstoff. Da sowohl blosses Serum wie Gesammtblut ein chemisches Bindungsvermögen zeigen, so muss ein bindender

Körper im Serum enthalten sein; da aber das Gesammtblut mehr Kohlensäure bindet, als seinem Serumgehalt entspricht (Ludwig & Schmidt), so müssen auch die Blutkörperchen einen solchen Körper enthalten. Die Zersetzung zugesetzter Karbonate beim Evakuiren kann nur so erklärt werden, dass das Blut neben seinem Alkali eine schwache Säure enthält, welche an sich weder auf Lakmus wirkt, noch Kohlensäure austreibt, letzteres aber thut, wenn das Entweichen der Kohlensäure durch das Vacuum begünstigt wird (Zuntz). Die Vergleichung des Verhaltens von Blut und Serum zeigt, dass das Serum diese Säure nur in geringer Menge enthalten kann.

Sowohl über die Substanzen, an welche die Kohlensäure im Serum und in den Körperchen gebunden ist, als auch über den austreibenden sauren Körper existiren nur Vermuthungen. — In ersterer Hinsicht könnte vor Allem an Alkalikarbonate gedacht werden, welche bekanntlich ein zweites Molekül CO_2 locker chemisch binden ($CO_3Na_2 + CO_2 + H_2O = 2 CO_3NaH$), zumal das entgaste Serum gerade so viel CO_2 chemisch binden kann, wie zur Verwandlung des Alkaligehaltes im Bikarbonat erforderlich ist. Auch die neutralen Alkaliphosphate verhalten sich ähnlich (Fernet), wahrscheinlich indem sie sich mit CO_2 zu saurem Phosphat und saurem Karbonat umsetzen ($PO_4Na_2H + CO_2 + H_2O = PO_4NaH_2 + CO_3NaH$); aber der in der Blutasche gefundene Phosphatgehalt rührt fast ganz von verbranntem Lecithin her (Hoppe-Seyler & Sertoli). Auch organischen Bestandtheilen des Serums (Globulin) und der Körperchen (Hämoglobin, Lecithin) wird von einigen Autoren ein Bindungsvermögen für Kohlensäure zugeschrieben (sogar grösser als für Sauerstoff (Bohr, Jolin). In diesen organischen Substanzen, welche in der That bei hohem CO_2-Druck selber CO_2 absorbiren, ist aber wahrscheinlicher der oben erwähnte Kohlensäure austreibende Körper zu suchen, indem man annimmt, dass Globulin und Hämoglobin bei vermindertem CO_2-Druck die Kohlensäure aus den neben ihnen vorhandenen Bikarbonaten, resp. Karbonaten verdrängen, indem sie selber Alkaliverbindungen eingehen. Die schwach saure Natur des Hämoglobins wird durch gewisse Thatsachen, z. B. seine Löslichkeit und grosse Haltbarkeit in Alkalien, sein leichtes Krystallisiren bei Abstumpfung des Alkali durch Säure (Kühne) wahrscheinlich gemacht. Ein Beweis für jene Anschauung liegt namentlich darin, dass mit CO_2 gesättigtes Blut weniger CO_2 enthält als das aus ihm abgeschiedene Serum (A. Schmidt, Fredericq), während das vorher abgeschiedene Serum weniger CO_2 aufzunehmen vermag als das Gesammtblut (Zuntz, Setschenow); es muss also beim Sättigen des Gesammtblutes mit CO_2 eine CO_2-Verbindung in den Blutkörperchen entstehen, welche in das Serum übergeht; diese kann nicht Hämoglobin sein, wohl aber Bikarbonat, das auf Kosten von Hämoglobin-Alkali gebildet ist (Zuntz). Dem Oxyhämoglobin kommt die Eigenschaft CO_2 auszutreiben in höherem Grade zu, als dem gasfreien Hämoglobin; hierüber s. unten bei der Lungenathmung.

Im Fieber ist der Kohlensäuregehalt des Blutes vermindert (Geppert), was mit dem verminderten Alkaligehalt des Blutes in Verbindung gebracht wird (Minkowski).

3. *Stickstoff* enthält das Blut in viel geringeren Mengen und zwar nur absorbirt.

Beim Erwärmen (Thiry), ja selbst beim blossen Stehen (Brücke), giebt das Blut Spuren von Ammoniak ab, welche vielleicht von der Zersetzung eines im Blute enthaltenen Ammoniaksalzes herrühren (Kühne & Strauch), obwohl der Nachweis eines solchen im Blute bisher nicht gelungen ist (Brücke). Sauerstoffzutritt befördert die Ammoniakentwickelung (Exner).

So lange ein Thier normal athmet, zeigt es eine sehr bedeutende Verschiedenheit der Farbe und des Gasgehalts im arteriellen und venösen Blute, und zwar lässt sich zeigen, dass der Farbenunterschied nur vom Sauerstoffgehalt abhängt. Auch künstlich lässt sich arterielles Blut durch Entziehung von Sauerstoff (Gaspumpe, Schütteln mit O-freien Gasen) dunkelroth, venöses durch Schütteln mit Luft oder Sauerstoff scharlachroth machen. An der Oberfläche röthet sich venöses Blut und durchschnittener venöser Blutkuchen sofort. Völlig entgastes Blut ist fast schwarz, stark dichroitisch und durch Zerstörung der Blutkörperchen fast lackfarben (p. 45). Auch das Blut erstickter Thiere ist schwarz und fast sauerstofffrei.

Die Menge und Spannung der Gase ergiebt sich aus folgender Zusammenstellung (die Mengen nach Schöffer, die Spannungen nach Pflüger & Strassburg, das Erstickungsblut nach einer Zusammenstellung von Zuntz):

Blutart.	Mengen in Volumprocenten des Blutes (Gasvolume für 0° und atm. Druck berechnet.)			Spannung in mm Hg		Spannung in Procenten des entspr. Schüttelgases	
	Sauerstoff	Kohlensäure	Stickstoff	Sauerstoff	Kohlensäure	Sauerstoff	Kohlensäure
Arteriell . . .	19,2	39,5	2,7	29,6	21,0	3,9	2,8
Venös	11,9	45,3	1,7	22,0	41,0	2,9	5,4
Differenz . . . art. minus ven.	+ 7,3	— 5,8	+ 1,0	+ 7,6	— 20,0	+ 1,0	— 2,6
Erstickungsblut	0,96	49,5	2,1	—	—	—	—

Sehr abweichend hiervon sind die neueren Ergebnisse von Bohr, welcher als „Schüttelgas" in sinnreicher Weise ein in den oberen Theil einer grossen Stromuhr (p. 82) eingeschlossenes Gasquantum verwendet, das also hin und her getrieben wird und mit stets erneuten Blutmengen in Berührung kommt (vielleicht nicht ausgiebig genug). Er fand im arteriellen Blut die Sauerstoffspannung wenig unter der atmosphärischen (gegen 138 mm), die Kohlensäurespannung fast Null.

Bemerkenswerth ist, dass das arterielle Blut in allen Gefässen gleiche Zusammensetzung und Spannungen hat, während das venöse von Natur und Thätigkeitsgrad des Organs abhängt, aus welchem es fliesst. Das Muskelvenenblut hat

z. B. bei Ruhe des Muskels weit mehr Sauerstoff und weniger Kohlensäure als während der Kontraktion (Sczelkow). Das Venenblut der Tabelle ist gemischtes, wie es sich in den Venenstämmen, im rechten Herzen und in der Lungenarterie findet.

Der Sauerstoffgehalt des arteriellen Blutes stellt nicht ganz das Maximum dar, welches dasselbe aufnehmen kann. Durch Schütteln mit Luft oder durch lebhafte künstliche Respiration des Thieres kann der O-Gehalt auf über 23 pCt. getrieben werden, was auch der Aufnahmsfähigkeit des im Blute enthaltenen Hämoglobins gut entspricht. Der Kohlensäuregehalt beträgt, selbst im venösen Blute, noch nicht die Hälfte der aufnehmbaren Menge.

2. Die Chemie der Lungenathmung.

a. Qualitative Feststellung.

Der chemische Vorgang der Lungenathmung kann sowohl durch Vergleichung der ein- und ausgeathmeten Luft, als auch durch Vergleichung des (venösen) Arterien- und (arteriellen) Venenblutes der Lunge erkannt werden. Letztere Vergleichung ist identisch mit der schon soeben erfolgten des arteriellen und venösen Blutes überhaupt und lehrt, dass das Blut beim Durchgang durch die Lungenkapillaren an Kohlensäuregehalt und -Spannung verliert, dagegen an Sauerstoffgehalt und -Spannung gewinnt. Da nun die exspirirte Luft Kalk- und Barytwasser stark trübt, und in einem Raume, in welchem ein Thier bis zum Ersticken eingeschlossen war, sich fast kein Sauerstoff mehr findet (höchstens 3—4 pCt., Stroganow), so ergiebt sich, dass das Blut in der Lunge der Luft Sauerstoff entzieht und Kohlensäure an sie abgiebt.

Ausserdem ist die ausgeathmete Luft auch wärmer (nahe an Körpertemperatur) und wasserreicher als die eingeathmete, der „Hauch" ist mit Wasserdampf für Körpertemperatur gesättigt und bildet daher in der Kälte Nebel. Die Erwärmung und Befeuchtung der eingeathmeten Luft geschieht aber schon an den warmen feuchten Schleimhäuten des langen Athmungskanals und ist nur zum kleinsten Theil dem Lungenblut zuzuschreiben. Schon der Durchgang durch die Nase bringt die Luft auf über 30° und sättigt sie nahezu mit Wasserdampf; man kann dies dadurch nachweisen, dass man bei angehaltenem Athem mittels eines Aspirators Luft durch ein Nasenloch ein- und durch das andere austreten lässt, und zwischen letzteres und Aspirator ein Rohr mit einem Thermometer resp. einer hygroskopischen Vorrichtung einschaltet; die Zeit eines Athemzuges genügt zu der angeführten Wirkung auf die Luft (Aschenbrandt, Kayser). Allerdings ist das Lungenvenenblut etwas wasserärmer und nach einigen Autoren auch wärmer als das Lungenarterienblut (vgl. Kap. VI.). Auch andere chemische und selbst morphologische Unterschiede des arteriellen und venösen Blutes werden behauptet.

Die Lunge scheidet spurweise Ammoniak aus, nachweisbar durch Nessler'sches Reagens (Thiry, Schenk). Ueber eine behauptete Stickstoffausscheidung

s. unten. Die exspirirte Luft der Pflanzenfresser enthält häufig Grubengas, welches jedoch aus dem Magen stammt. Die angebliche Giftigkeit der Exspirationsluft (Brown-Séquard & d'Arsonval) bedarf noch der Aufklärung.

b. Quantitative Bestimmung.

Quantitative Bestimmungen des Lungengaswechsels sind besonders für die Lehre vom Gesammt-Stoffwechsel wichtig, von welchem ersterer einen Haupttheil bildet. Die einfachste Methode ist, die durch den Athmungsraum gegangene Luft durch Apparate streichen zu lassen, welche die gebildete Kohlensäure und das Wasser auffangen, so dass beides gewogen werden kann. Hierzu sind Aspirationsvorrichtungen nöthig, z. B. luftleere Räume (Andral & Gavarret), ein sich entleerendes Wassergefäss (Scharling), oder eine Saugpumpe (Pettenkofer). Die einströmende Luft muss entweder von CO_2 und H_2O befreit sein, oder ihr Gehalt an beiden muss ermittelt und in Abzug gebracht werden. Will man den Versuch im Grossen anstellen (wie bei dem Pettenkofer'schen Apparat, dessen Athmungsraum bequem einem Menschen zum Aufenthalt dienen kann), so genügt es, nur einen gemessenen Bruchtheil der ein- und austretenden Luft durch die Absorptionsflüssigkeiten streichen zu lassen, vorausgesetzt, dass die Gesammtmengen beständig gemessen werden.

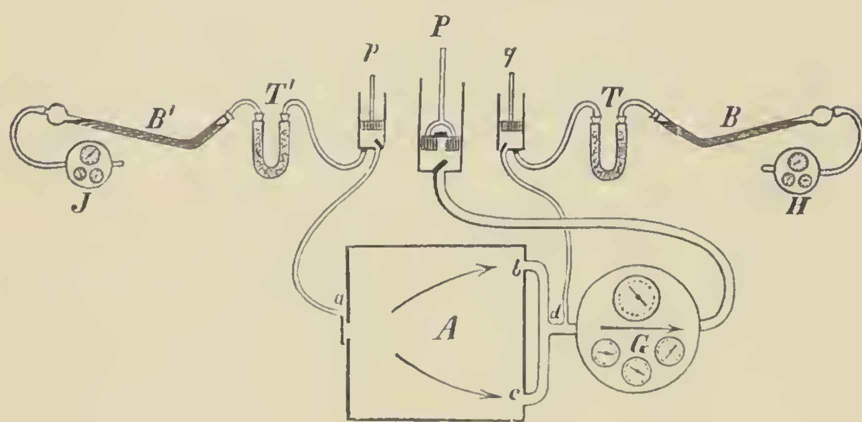


Fig. 21.

Fig. 21 stellt das Pettenkofer'sche Verfahren schematisch dar. *A* ist der Athmungsraum, durch welchen Luft mittels der Saugpumpe *P* hindurchgesogen wird, dieselbe tritt durch Thürspalten bei *a* ein und strömt bei *b* und *c* ab: in der grossen Gasuhr *G* wird sie gemessen. Bei *d* zweigt sich ein Rohr ab, durch welches die Pumpe *q* einen Antheil der abströmenden Luft entnimmt, um ihren H_2O- und CO_2-Gehalt zu bestimmen: ersteren in dem Trockenapparat *T*, letzteren in dem geneigten Barytrohr *B*; die Gasuhr *H* misst den analysirten Bruchtheil der Luft. Ein ganz ähnlicher Apparat *apT'B'J* entnimmt einen gemessenen Antheil der in die Kammer einströmenden Luft, um die wegen ihres H_2O- und CO_2-Gehalts nöthige Korrektur zu ermöglichen. Der Apparat bestimmt nur die exhalirte Kohlensäure (und den Wasserdampf) direkt: der verbrauchte Sauerstoff kann durch Rechnung gefunden werden; ist *S* das Anfangsgewicht, *T* das Endgewicht des Körpers im Versuch, *s* das Gewicht der aufgenommenen Nahrung, *t* das Gewicht sämmtlicher Ausgaben

mit Einschluss der respiratorischen, so ist das Gewicht des verzehrten Sauerstoffs $= T + t - (S + s)$.

Eine andere Methode, von Regnault & Reiset, welche den Vortheil hat, dass auch der Sauerstoffverbrauch direkt bestimmt wird, entzieht dem ganz geschlossenen Athmungsraume die Kohlensäure durch Absorption, und lässt dafür ein gleiches Volum Sauerstoff eintreten.

Das Schema Fig. 22 zeigt in *A* den Athmungsbehälter, aus welchem die Absorptionsmaschine *M* beständig die Kohlensäure absaugt: die Maschine besteht aus den beiden Pipetten *p* und *q*, welche unten durch den Schlauch *r* kommuniziren und durch den (von einem Motor getriebenen Balancier *B* abwechselnd auf und nieder steigen, so dass sie sich mit der eingeschlossenen Kalilauge, welche vor und nach dem Versuch gewogen wird, gleichsam ausspülen; die eine steht mit dem Boden, die andere mit der Kuppel von *A* durch die Schläuche *s* und *t* in Verbindung, wodurch die Luft in *A* in Bewegung erhalten wird. Die durch die Absorption der Kohlensäure entstehende Druckverminderung saugt aus dem Sauerstoffbehälter *S* Sauerstoff nach, dessen Verbrauch also direkt ablesbar ist. Dieses Verfahren (später durch Ludwig u. A. modifizirt und vereinfacht) eignet sich nur für kleine Thiere, gestattet aber zugleich Bestimmungen etwaigen Austauschs von Stickstoff (s. unten).

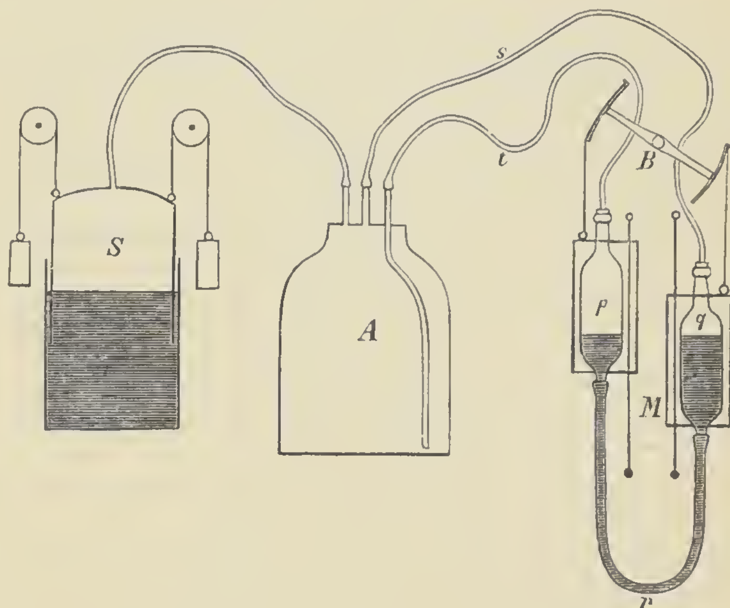


Fig. 22.

Ein drittes Verfahren besteht darin, durch eine mit Ventilen versehene Gabelung die In- und Exspirationsluft zu trennen, erstere aus einem gemessenen Vorrath zu beziehen, letztere in geeigneter Weise aufzusammeln und zu analysiren.

Die Ventile bestehen am besten aus Sperrflaschen (Fig. 23), welche mit Wasser oder Quecksilber beschickt sind (W. Müller). Der Widerstand, welchen jede Ventilflasche leistet, ist gleich einer Flüssigkeitshöhe von der Länge des untertauchenden Theiles der Sperrröhre.

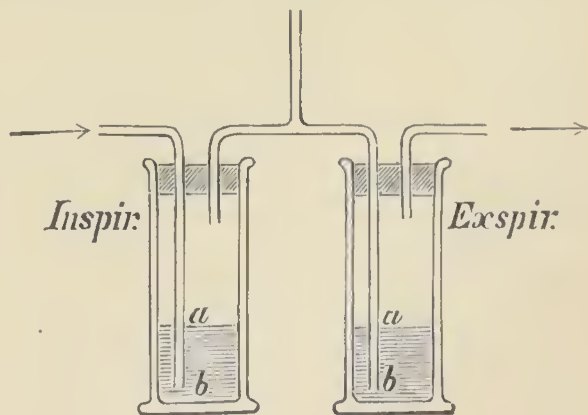


Fig. 23.

Auch graphische Methoden zur Messung des Gaswechsels (Fano u. A.) sind angegeben, aber bis jetzt zu wenig erprobt.

Will man den Gaswechsel der gesammten äusseren Athmung bestimmen, so muss der Athmungsraum den ganzen Körper aufnehmen; sucht man nur den der Hautathmung, so athmet Mund und Nase durch ein besonderes nach Aussen geführtes Rohr; sucht man endlich nur den der Lungen, so besteht der Athmungsraum nur aus einer vor Mund und Nase gebundenen, luftdicht anschliessenden Maske oder, bei Thieren, einer über den Kopf gezogenen Kautschukkappe oder einer in die Trachea gebundenen Kanüle.

Beim Regnault-Reiset'schen Verfahren lässt sich die Frage entscheiden, ob Stickstoff bei der Athmung eine Rolle spielt. Man fand, dass der Stickstoffvorrath im Raume langsam zunimmt, und schloss daraus, dass eine geringe N-Ausscheidung stattfinde. Jedoch lässt sich der Verdacht eines geringen Luft-(Stickstoff-)gehaltes des eingesogenen Sauerstoffgases schwer beseitigen.

Verfehlt muss es erscheinen, diese Frage, welche nur durch Respirationsversuche entschieden werden kann, durch Versuche über das sog. Stickstoffdefizit (vgl. Kap. V.) beantworten zu wollen, da die Stoffwechselversuche hierzu viel zu ungenau sind. Die neuesten sorgfältigen Respirationsversuche (Leo) ergaben eine äusserst kleine N-Ausgabe, welche innerhalb der Fehlergrenzen zu liegen scheint.

Ueber die Grössen des respiratorischen Gaswechsels bei ruhenden Thieren giebt folgende Tabelle Aufschluss.

Thierart	Gaswechsel pro Kilo Thier in 1 Stunde				Beobachter
	Sauerstoff		Kohlensäure		
	g	Liter	g	Liter	
Mensch min.	0,461	0,322	0,535	0,271	Speck.
„ max.	0,601	0,420	0,717	0,364	„
Pferd	0,553	0,394	0,776	0,393	Boussingault.
Kuh	0,460	0,328	0,631	0,320	„
Schaf	0,490	0,343	0,671	0,341	Reiset.
Schwein	0,561	0,392	0,661	0,336	„
Hund	1,016	0,911	1,325	0,674	Regnault & Reiset.
Katze max.	1,356	0,947	1,397	0,710	Hzg. Carl Theodor z. Bayern.
Kaninchen	0,987	0,690	1,244	0,632	Regnault & Reiset.
Maus	—	—	6,455	3,282	Pott.
Murmelthier im Winterschlaf	0,048	0,034	0,037	0,019	Regnault & Reiset.
Huhn	1,057	0,739	1,403	0,714	„
Grünfink	13,000	9,091	13,590	6,909	„
Sperling	9,595	6,710	10,492	5,335	„

Thierart	Gaswechsel pro Kilo Thier in 1 Stunde				Beobachter
	Sauerstoff		Kohlensäure		
	g	Liter	g	Liter	
Frosch min. . . .	0,063	0,044	0,045	0,031	Regnault & Reiset.
„ max. . . .	0,105	0,073	0,081	0,058	„
Eidechse	0,065	0,045	0,063	0,032	„
Süsswasserfische min.	—	0,015	—	0,026	Jolyet & Regnard.
„ max.	—	0,148	—	0,120	„
Seefische min. . . .	—	0,047	—	0,043	„
„ max. . .	—	0,171	—	0,275	„
Insekten min. . . .	0,687	0,480	0,767	0,391	Regnault & Reiset.
„ max. . . .	1,170	0,818	1,189	0,605	„
Mollusken min. . .	—	0,012	—	0,009	Jolyet & Regnard.
„ max. . .	—	0,044	—	0,038	„
Regenwurm. . . .	0,101	0,071	0,108	0,055	Regnault & Reiset.
Blutegel max. . . .	—	0,040	—	0,036	Jolyet & Regnard.

Der Gaswechsel (für gleiche Gewichte) ist also vor Allem bei Warmblütern grösser als bei Kaltblütern, am grössten bei Vögeln. Kleinere Thiere haben ferner lebhafteren Gaswechsel als grosse, so auch das Kind grösseren als der Erwachsene. Das Weib hat lebhafteren Gasaustausch als der Mann, ganz besonders in der Schwangerschaft. Sehr erheblich vermindert, selbst unter den des Kaltblüters, ist der Gaswechsel des Winterschläfers. — Ueber den Einfluss der Muskelarbeit etc. s. Kap. V.

e. Die Mechanik des Gasaustauschs.

Der Prozess der Lungenathmung wäre ohne Weiteres klar, wenn das Lungenkapillarblut mit der äusseren Atmosphäre in Verkehr wäre. Da die O-Spannung der letzteren etwa 159 mm, die des venösen Blutes aber nur 22 mm beträgt (p. 112), so muss durch einfache Spannungsausgleichung Sauerstoff in das Blut übergehen; da ferner die CO_2-Spannung in der Luft nur 0,38 mm, in venösem Blute aber 41 mm ist, muss das Blut CO_2 an die Luft abgeben.

Da aber das Lungenblut nicht mit der äusseren, sondern mit der Alveolenluft verkehrt, welche stets viel O-ärmer und CO_2-reicher ist als die Atmosphäre, so entsteht die Frage, ob auch hier noch eine einfache Spannungsausgleichung angenommen werden darf. Hierzu ist eine direkte Untersuchung der Alveolenluft erforderlich. Die erste Bestimmung geschah so (Ludwig & Becher), dass der Athem so lange als möglich angehalten, und dann die exspirirte Luft, welche jetzt

nahezu als der Alveolenluft gleichkommend angesehen werden kann, untersucht wurde. Da aber eingewendet werden kann, dass das Anhalten des Athems einen abnormen Spannungszustand des Blutes schafft, wurde später (Pflüger & Wolffberg) durch einen „Lungenkatheter“, welcher im Uebrigen die Athmung nicht unterbrach, der Inhalt eines einzelnen Lungenabschnitts am Hunde mittels Einsetzung des Katheters in seinen Bronchialast entnommen. So zeigte sich die Kohlensäurespannung der abgesperrten Alveolenluft fast genau gleich der oben angegebenen des venösen Herzblutes (Wolffberg, Nussbaum), so dass also die Lungenathmung als einfache Spannungsausgleichung zwischen venösem Blute und Luft betrachtet werden kann, da die normale Alveolenluft weniger CO_2 enthalten muss, als die abgesperrte. Die Diffusionsgeschwindigkeit in der Lunge ist übrigens so gross, dass auch ohne Absperrung, bei ruhiger Athmung, die Exspirationsluft des Hundes eine Kohlensäurespannung hat, welche derjenigen des venösen Blutes nahe steht.

Dies schliesst jedoch nicht aus, dass die CO_2-Spannung des Blutes in der Lunge durch besondere Umstände erhöht, und dadurch die CO_2-Ausscheidung befördert wird. Gewisse Thatsachen sprechen dafür, dass die Sauerstoffaufnahme in diesem Sinne wirkt. Man findet nämlich die Kohlensäurespannung des Blutes grösser, wenn das Schüttelgas (p. 109) Sauerstoff enthält, als wenn es sauerstofffrei oder der Ausgleichungsraum leer ist (Ludwig & Holmgren; Wolffberg). Der Sauerstoff erhöht also die Kohlensäurespannung, wirkt chemisch CO_2 austreibend; der eine respiratorische Vorgang unterstützt also den anderen. Den Schlüssel für diese Wirkung des Sauerstoffs liefern Versuche (Ludwig mit Sczelkow, Preyer, Gaule u. A.), welche zeigen, dass die Kohlensäurespannung des Serums kleiner ist als die des Gesammtblutes, und durch Blutzusatz erhöht wird, nicht aber durch blosses Schütteln mit Sauerstoff. Hiernach muss ein Bestandtheil der Blutkörperchen die CO_2-austreibende Wirkung des Sauerstoffs vermitteln, höchst wahrscheinlich das Hämoglobin, dessen saure Eigenschaften (p. 111) durch O-Bindung wahrscheinlich verstärkt werden.

Hin und wieder ist auch eine aktive (chemische?) Betheiligung des Lungenparenchyms an der Kohlensäureaustreibung behauptet worden; Blut soll, wenn man es durch die Gefässe einer mit Stickstoff gefüllten Lunge leitet, mehr Kohlensäure an deren Gasraum abgeben, als an einen einfachen, mit Stickstoff gefüllten Gasraum

(J. J. Müller); indess wird die Beweiskraft dieser Versuche angefochten (Pflüger & Wolffberg).

Da die Lungenathmung zunächst eine Spannungsausgleichung zwischen Lungenblut und Alveolenluft ist, so wird das Blut in der Lunge um so sauerstoffreicher und kohlensäureärmer, je mehr die Alveolenluft in ihrer Zusammensetzung der atmosphärischen Luft sich nähert, was wieder von der Energie der Lüftung, also von der Frequenz und Tiefe der Athembewegungen abhängt. So ist z. B. nachgewiesen, dass lebhafte künstliche Athmung den Sauerstoffgehalt des arteriellen Blutes bis zur Sättigung steigert (s. oben). Dagegen wirkt der Athmungsmodus auf den Sauerstoffkonsum und die Kohlensäureproduktion des Gesammtorganismus nicht ein, sondern die letzteren hängen lediglich von den Funktionen der Organe ab (Pflüger). Hieraus ergiebt sich ferner, dass nur in der in längeren Zeiträumen in- und exspirirten Luft der Gaswechsel des Körpers einen richtigen Ausdruck findet.

Die vorstehende Darstellung müsste gänzlich anders lauten, wenn die p. 112 erwähnten Bohr'schen Angaben sich bestätigen. Da nämlich in der Alveolenluft die Sauerstoffspannung jedenfalls weit unter 138 mm und die Kohlensäurespannung weit über 0 ist, so müsste bei der Athmung sowohl Sauerstoff wie Kohlensäure zu grösserer Spannung hingehen, woran vorläufig jede Erklärung der Lungenathmung scheitern würde.

3. Die Haut- und die Darmathmung.

Auch wenn die Lungenathmung eliminirt ist (bei Fröschen durch Ausschneiden der Lungen, bei Warmblütern nach der p. 116 angegebenen Methode), ist noch Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureausscheidung wahrnehmbar, welche der Hautathmung oder Perspiration zuzuschreiben ist. Jedoch ist der Hautgaswechsel bei Warmblütern verschwindend klein gegen den der Lunge (die CO_2-Ausscheidung im Mittel etwa $^1/_{225}$ der pulmonalen, nach Zahlen von Aubert); an Fröschen ist sie, bei der Kleinheit der Lungenoberfläche und bei der Feuchtigkeit der Haut, relativ viel beträchtlicher, zumal die Blutarten, welche den Lungen und der Haut zuströmen, beim Frosche weniger verschieden sind (vgl. p. 62). Die Existenz der Hautathmung erklärt sich aus der Spannungsausgleichung des durch die Hautgefässe strömenden Blutes mit der Luft, ihre Geringfügigkeit aus der Dicke der zwischenliegenden Epidermis und daraus, dass hier arterielles und nicht venöses Blut zuströmt. — Zur Perspiration ist auch die Wasserverdunstung der Haut, welche bei Schweisssekretion besonders gross ist, zu rechnen, sowie die Verdunstung anderer, noch wenig bekannter Substanzen, welche den spezifischen Geruch der Thiere und Menschen

verursachen. — Auch im Darm findet eine Art Athmung statt, indem der Sauerstoff der verschluckten Luft verschwindet und durch Kohlensäure ersetzt wird (vgl. Verdauung).

Für die funktionelle Bedeutung der Hautathmung wurde früher angeführt, dass geschorene und überfirnisste Thiere unter starker Abkühlung schwer erkranken und sterben (Bernard). Dieser Tod hat aber mit Erstickung Nichts gemein und scheint eher von der starken Hautreizung herzurühren, denn die Erscheinungen sind den nach ausgedehnten Hautverbrühungen auftretenden ziemlich ähnlich. Andere leiten sie von der Zurückhaltung giftiger Ausdünstungsstoffe, von Wärmeverlusten, Verdauungsstörungen u. dgl. her.

Die Darmathmung gelangt bei einem luftschluckenden Fisch, dem Schlammpeizger (Cobitis fossilis), zu wirklicher funktioneller Bedeutung.

4. Die innere Athmung.

Die alte Ansicht (Lavoisier), dass die Kohlensäure in der Lunge selbst entstehe, ist durch den Kohlensäurereichthum des in der Lunge anlangenden venösen Blutes widerlegt. Diese Beschaffenheit lässt sich bis zu den Kapillaren zurückverfolgen; entweder in ihnen, oder in der Umgebung derselben, in den Geweben, muss die Sauerstoffverzehrung und Kohlensäurebildung erfolgen. Das erstere ist an sich unwahrscheinlich, weil die Oxydationsprozesse so innig an die Funktionen der Organe geknüpft sind, dass sie auch in ihnen ablaufen müssen. Am besten würde die Frage zu entscheiden sein, wenn sich die Gasspannungen der Gewebe ermitteln und mit denen des Blutes vergleichen liessen. Dies ist im Allgemeinen nicht direkt möglich, aber in Gasräumen und Flüssigkeiten, welche allseitig von unverletzten Geweben umgeben sind (Gas abgebundener Darmschlingen, Gallen- und Harnblaseninhalt) findet man die Kohlensäurespannung bedeutend grösser, als selbst im venösen Blute, woraus ein Kohlensäureübergang aus den Geweben in das Blut hervorgeht; wo aber die Kohlensäure entsteht, dahin muss auch der Sauerstoff wandern (Pflüger & Strassburg). Ein anderer Beweis für die Athmung der Gewebe liegt in dem Gaswechsel ausgeschnittener Organe (s. die Muskelphysiologie), sowie in dem Gaswechsel entbluteter Frösche, welcher kaum hinter dem normalen zurücksteht (Pflüger & Oertmann).

Eine andere Methode, indirekt die Gasspannungen der Gewebe kennen zu lernen, wäre die Untersuchung der Gasspannungen der Lymphe (Ludwig mit Hammarsten, Tschirjew, Buchner, Gaule). Hier findet man die Kohlensäurespannung kleiner als im venösen Blut, wenn auch grösser als im arteriellen. Hieraus aber darf nicht geschlossen werden, dass die Kohlensäure nicht in den Geweben entsteht, denn die untersuchte Lymphe hat schon im Bindegewebe und in den Lymphdrüsen Gelegenheit gehabt, ihre Spannungen mit arteriellem Blute auszutauschen.

Dass bei der Erstickung die Kohlensäure im Blute stärker zunimmt als in der Lymphe (Tschirjew), könnte auf dem verschiedenen Bindungsvermögen beider und dem unmittelbareren Abfluss des Blutes beruhen.

Ein anderer, aber für sich nicht ausreichender Grund, der für die Gefässe als Sitz der Oxydationsprozesse zu sprechen schien, ist das Vorkommen leicht oxydirbarer (reduzirender) Substanzen im Blute, besonders im Erstickungsblute (A. Schmidt). Die Quelle dieser Substanzen (welche nicht im Plasma, sondern in den Körperchen enthalten sind, Afanassieff) kann aber im Blute selber liegen; die Lymphe enthält dieselben nicht (Hammarsten). Auch nimmt der Sauerstoffgehalt in der Wärme digerirten Blutes auffallend wenig ab (Schützenberger, Gréhant & Quinquaud).

Die Sauerstoffspannung vieler Gewebe scheint geradezu Null zu sein, so dass sie also mit Begierde dem Blute Sauerstoff entziehen müssen. Der Muskel enthält z. B. keinen auspumpbaren Sauerstoff (Hermann). Arterielles Blut wird durch ausgiebige Berührung mit Geweben seines Sauerstoffs vollständig beraubt. Die Sauerstoffzehrung der Gewebe lässt sich sogar am lebenden Menschen beobachten (Vierordt): die Fuge zwischen den Fingern zeigt im durchfallenden Lichte rothe Farbe und mit dem Spektralapparat die Streifen des Oxyhämoglobins; umschnürt man die Finger, so dass die Cirkulation still steht, so tritt nach kurzer Zeit der Streifen des reduzirten Hämoglobins auf.

Diese Zeit beträgt etwa 100—150 Sekunden und ist bei Kindern kleiner (63 bis 75 Sek.); sie wechselt mit der Tageszeit und wird durch Kälte vergrössert. Durch voraufgehende längere Athmungsunterbrechung wird sie verkleinert in Folge von Anhäufung reduzirender Substanzen im Blut (Vierordt & Dennig). Nach einer ähnlichen Methode findet Hénocque die Reduktionszeit zu nur 70 Sek.; die Reduktion zeigt eine Steigerung der Energie nach den Mahlzeiten und bei Muskelanstrengungen. Von den Geweben reduzirt der Muskel am stärksten (Bernstein).

Auch die Kaltblüter reduziren bei Athmungsunterbrechung ihr Blut sehr schnell; es wird z. B. bei kurarisirten Fröschen schnell dunkel. Die Gewebe der Kaltblüter sind also nahezu ebenso sauerstoffbegierig wie die der Warmblüter, obwohl sie den Sauerstoff viel träger verbrauchen (Hermann).

Aus dem Gesagten erhellt die Bedeutung der lockeren Bindung des Sauerstoffs und der Kohlensäure im Blute. Beide Gase müssen aus der Luft vom Blute durch Bindung aufgefangen, an die Gewebe aber weiter abgegeben werden. Dies wird durch die angegebene Abstufung der Spannung erreicht:

Sauerstoffspannung:

äussere Luft > Alveolenluft > Blut > Gewebe,

Kohlensäurespannung:

Gewebe > Blut > Alveolenluft > äussere Luft,

da jedes Gas stets nach dem Orte geringerer Spannung wandert.

Die Energie der inneren Athmung ist natürlich für die verschie-

denen Organe verschieden und wechselt in jedem einzelnen mit der Zeit je nach der Energie seiner Oxydationsprozesse. Einen Massstab für jene Energie giebt die Vergleichung des Arterien- und Venenblutes des Organs in Bezug auf Gasgehalt und Farbe. In den Nierenvenen ist das Blut fast arteriell gefärbt, in den Mukelvenen sehr dunkel.

5. Der respiratorische Quotient und die Umsetzung in den Geweben.

Das Verhältniss der ausgeschiedenen Kohlensäure zum gleichzeitig aufgenommenen Sauerstoff ($\frac{CO_2}{O_2}$), beide nach dem Volumen oder Aequivalent genommen, nennt man den „respiratorischen Quotienten". Derselbe muss im Allgemeinen < 1 sein, da der Sauerstoff auch zu anderen Oxydationen als zur CO_2-Bildung verwandt wird (Bildung von Wasser, Schwefelsäure, Phosphorsäure etc.). Für kurze Zeiträume ändert sich der Quotient beständig; in der Ruhe, besonders im Schlafe, ist er am kleinsten; umgekehrt kann er durch Muskelarbeit > 1 werden; d. h. die O_2-Aufnahme und die CO_2-Ausscheidung sind nicht unmittelbar an einander gebunden.

Auch für die Athmung der Gewebe (s. oben) lässt sich ein respiratorischer Quotient aufstellen, der ganz ähnliche Verhältnisse zeigt. Derselbe kann jedoch ∞ werden, da die Gewebe, z. B. Muskeln, ohne jede Sauerstoffaufnahme Kohlensäure bilden können (G. Liebig, Hermann). Ebenso verhalten sich kaltblütige Thiere, welche in völlig sauerstofffreier Luft leben können und dabei nicht weniger Kohlensäure bilden als sonst (Pflüger, Aubert).

Der Grund dieser Verhältnisse ist darin erkannt worden (Hermann, Pflüger), dass die CO_2-Bildung fast überall Resultat von Spaltungsprozessen ist, welche ohne Sauerstoffverzehrung verlaufen, während die letztere wesentlich an die Bildung der spaltbaren Substanzen geknüpft ist. Je mehr Verbrauch und Neubildung dieser Substanzen parallel gehen, um so mehr muss der respiratorische Quotient seinen Mittelwerth erreichen. In Zeiten vorwiegender Thätigkeit wird er sich erhöhen, in Zeiten vorwiegender Ruhe sich vermindern. Dies gilt nicht blos für den Gaswechsel des Gesammtorganismus, sondern auch für den des einzelnen Organs, z. B. des Muskels.

Dass das Freiwerden von Kräften nicht an unmittelbare Verbrennung gebunden zu sein braucht, sondern auch bei solchen Spaltungsprozessen stattfindet, bei welchen die Atomumlagerung zur Sättigung stärkerer Affinitäten führt, ergiebt sich aus dem Prinzip der Erhaltung der Energie. Ein bekanntes Beispiel eines Spaltungsprozesses

mit Wärmeentwickelung ist die alkoholische Gährung des Zuckers ($C_6H_{12}O_6 = 2C_2H_6O + 2CO_2$).

6. Athmung veränderter Luft und fremder Gase.

Für die Erhaltung des Lebens kann bei Warmblütern die Zufuhr von Sauerstoff auch die kürzeste Zeit nicht entbehrt werden; derselbe darf jedoch mit anderen unschädlichen Gasen (Wasserstoff, Stickstoff) gemengt sein, wie in der Atmosphäre.

Die lange herrschende Angabe, dass das Stickstoffoxydulgas längere Zeit hindurch den Sauerstoff vertreten könne (H. Davy), ist widerlegt (Hermann): reines N_2O bewirkt bei Warmblütern sofort Dyspnoe und Erstickung, beim Menschen wird erstere nur durch den Rausch (s. unten) subjektiv unmerklich.

Unter hohem Druck wirkt Sauerstoffgas schädlich, die Thiere sterben, wenn der O-Partiardruck über 2000 mm steigt, gleichgültig, ob der Sauerstoff rein, oder mit Stickstoff gemischt ist (Bert). Die Erscheinungen sind denen der Erstickung durch Sauerstoffmangel analog (Hermann, K. Lehmann). Der Grund dieser Schädlichkeit, welche auch für Pflanzen gilt, ist noch nicht genügend aufgeklärt; auch das Leuchten des Phosphors erlischt bei hoher O-Tension, z. B. in reinem Sauerstoffgas von 1 Atm. Druck; möglicherweise sind auch die Gewebe nicht im Stande, des Sauerstoffs sich zu bemächtigen, wenn derselbe hohe Pression hat (Pflüger). Hoher Druck an sich wird gut vertragen; in Wasser sterben z. B. Fische, wenn sie keine Schwimmblase haben, erst bei 300 Atmosphären; niedere Organismen überleben sogar einen Druck von 1000 Atm. (Regnard).

Ueber den Einfluss mässiger Aenderungen der Luftzusammensetzung s. Kap. V. 3.

Die übrigen Gasarten lassen sich folgendermassen eintheilen:

A. *Indifferente Gase.* Sie können, mit Sauerstoff gemischt, beliebig lange ohne Schaden geathmet werden, bewirken jedoch für sich geathmet Erstickung: Stickstoff, Wasserstoff, Grubengas.

B. *Irrespirable Gase.* Sie können nur spurweise, mit anderen Gasen gemengt, eingeathmet werden, weil sie in grösserer Konzentration reflektorisch Stimmritzenkrampf bewirken (s. unten); durch Trachealkanülen eingeführt wirken sie auf die Lunge zerstörend.

Hierher gehören alle Gase von starker chemischer Wirkung, wie Chlor, Fluor, Ozon, die gasförmigen Säuren (HCl, HFl, NO_2, SO_2, CO_2), die mit Sauerstoff oder mit Wasser Säuren bildenden Gase (NO, $COCl_2$, BCl_3, BFl_3, $SiFl_4$), die gasförmigen Alkalien (NH_3 und dessen Substitutionsprodukte). CO_2 ist nur bei grösserer Konzentration irrespirabel; über NO s. auch unten.

C. *Giftige Gase.* Dieselben können eingeathmet werden, bewirken aber durch ihre Aufnahme in das Blut schädliche oder tödtliche Veränderungen im Organismus.

Speziellere Angaben über diese Gase gehören in die Toxikologie. Von physiologischem Interesse sind: Kohlenoxyd CO, welches durch Verdrängung des Sauerstoffs erstickend wirkt (p. 48); Stickoxyd NO ist wegen Bildung von NO_2

irrespirabel, würde aber dem Blute zunächst seinen O_2 entziehen, und dann sich selbst noch fester als CO mit dem Hämoglobin verbinden (p. 48). Sauerstoffentziehend (reduzirend) wirken ferner auf Blut: H_2S (zersetzt weiterhin das Hämoglobin), PH_3, AsH_3, SbH_3, C_2N_2. Berauschend wirkt das Stickoxydulgas N_2O (s. auch oben); eine Reihe toxischer Erscheinungen bewirkt auch CO_2, wenn sie verdünnt genug ist, um eingeathmet zu werden.

II. Die Mechanik der Athmungsorgane.

1. Die Athmungsorgane im Allgemeinen.

Bei den niedersten Organismen mit sehr geringer Körpermasse genügt die blosse Umspülung der Oberfläche durch das Respirationsmedium (Wasser), um den Gasverkehr durch Diffusion zu unterhalten. Bei entwickelten Thieren von grösserer Masse muss eine grössere Oberfläche für den Verkehr zwischen den Säften und dem Medium vorhanden sein. Bei den Thieren mit unentwickeltem oder fehlendem Blutgefässsystem muss das Respirationsmedium in den Körper eingeführt und darin verbreitet werden, um gleichsam überall die Säfte aufzusuchen (Luftröhren oder Tracheen der Arthropoden); bei entwickeltem Blutgefässsystem dagegen kann die Blutmasse in ein Organ mit grosser Oberfläche geleitet werden, wo sie das Respirationsmedium antrifft und auf grossen Flächen mit ihm in Diffusionsverkehr treten kann. Dies geschieht bei Wasserathmung durch eine vom Wasser umspülte Ausstülpung der Körperoberfläche, die Kiemen der Mollusken, Krebse, Fische und Batrachierlarven, bei Luftathmung durch ein Einstülpungs-System, die Lungen der Amphibien, Reptilien, Vögel, Säugethiere und des Menschen. Als ein besonderes Athmungsmedium für den Foetus der Säugethiere und des Menschen ist endlich noch das sauerstoffhaltige mütterliche Blut zu betrachten, mit welchem das foetale Blut in der Placenta (Kap. XIII. u. XIV.) in Verkehr tritt.

Manche Salamanderarten haben weder Lungen noch Kiemen, sondern athmen, ausser durch die Haut, durch die Mund- und Rachenschleimhaut (Wilder u. A.): bei den in Wasser lebenden ist die Lunge mehr entwickelt, also vermuthlich nur hydrostatisches Organ (Camerano).

2. Die Lungen und der Brustkasten.

Die menschlichen Lungen sind zwei elastische Säcke, die ein verzweigtes Röhrensystem mit endständigen Bläschen (Alveolen) enthalten; die Oberfläche jeder Alveole ist noch dadurch vergrössert, dass ihre Wände durch hervorspringende Leistchen vielfach ausgebuchtet sind. Der Hohlraum der Lungen kommunizirt durch Luftröhre, Kehlkopf, Rachen und Nasen- oder Mundhöhle mit der äusseren Luft.

Die Lungen des Foetus sind luftleer (anektatisch) und sinken daher in Wasser unter. Durch die erste Athmung bei der Geburt werden die Lungen lufthaltig. Durch Einstechen von Fäden von der unversehrten Brustwand der Leiche aus und darauf Eröffnung des Thorax überzeugt man sich, dass die Lungen der Brustwand im unversehrten Zustande unmittelbar anliegen. Wird dagegen der Thorax ohne Weiteres geöffnet, so findet man die Lunge auf ein viel kleineres Volum zusammengesunken, aber doch noch beträchtlich lufthaltig (sie schwimmt auf Wasser). Auch im Leben macht eine penetrirende Brustwunde sofort Zurücksinken der Lunge der eröffneten Brustseite, während Luft in die letztere, d. h. in ihren Pleuraraum, eindringt (einseitiger, event. doppelseitiger Pneumothorax). Durch Auspumpen der eingedrungenen Luft kann man die Lunge wieder in den alten Zustand zurückführen, indem sie durch die mit der Atmosphäre kommunizirende Luft ihres Röhrensystems entfaltet wird.

Der Luftdruck ist es also, welcher das ganze Leben hindurch die Lunge entfaltet und an die Thoraxwand angedrückt erhält.

Zur Ausfüllung des Thoraxraumes müssen nicht nur die Lungen, sondern auch Herz und Gefässe beitragen. Auf die Innenwand aller dieser Organe wirkt der atmosphärische Luftdruck, — auf die Lungen direkt (durch Kommunikation mit Trachea u. s. w.), auf das Herz indirekt, da der ganze Körper, mithin sämmtliche ausserhalb des Thorax gelegenen Blutgefässe, unter dem Luftdruck stehen, und diese mit dem Herzinhalt kommuniziren. Da somit auf alle im Thorax liegenden Hohlorgane derselbe Druck entfaltend wirkt, so werden dieselben einfach ihrer Dehnbarkeit entsprechend ausgedehnt werden; das dehnbarste Organ, die Lunge, wird daher bei Weiten am meisten zur Ausfüllung des Thorax beitragen müssen, d. h. am meisten über das natürliche Volum ausgedehnt werden, die dickwandigen Herzkammern am wenigsten, sehr merklich dagegen die dünnwandigen Vorkammern und Venenstämme (vgl. p. 67, 83). Ferner müssen auch die nachgiebigen Theile der Thoraxwand selbst, auf deren Aussenfläche ebenfalls der Atmosphärendruck wirkt, durch Hineinwölbung in den Thorax zur Ausfüllung oder vielmehr zur Verkleinerung des Thorax beitragen. Daher sind Zwerchfell und Interkostalweichtheile in den Thorax hineingewölbt. Der Spannungszustand aller den Thorax durch die Wirkung des Luftdrucks ausfüllenden Theile ist natürlich der gleiche; man bezeichnet ihn gewöhnlich als den „negativen Druck“ des Brust-

kastens. Man kann diese Spannung messen, indem man die Luftröhre durch ein Manometer verschliesst und dann den Thorax öffnet; sie beträgt etwa 6 mm Hg (DONDERS). Ueber andere Messungsmethoden s. unten sub 3c.

Vollständig kann die Elastizität der Lunge nach Eröffnung des Thorax ihren Luftgehalt nicht austreiben, wie schon oben erwähnt; der Grund hierfür liegt ohne Zweifel in den Reibungswiderständen der kollabirten Bronchien. Dagegen lässt sich eine Lunge völlig anektatisch gleich der fötalen machen, wenn man die Luft allmählich durch ein absorbirbares Gas, z. B. Kohlensäure, verdrängt und dann längere Zeit liegen lässt (HERMANN). Lungenlappen, welche durch Bronchialverschluss abgesperrt sind, werden nach einiger Zeit anektatisch, wahrscheinlich ebenfalls durch Resorption ihres Gasgehalts. Anektatische Lungen bedürfen wegen der Adhäsion der Bronchialwände sehr hohen Druckes zur Entfaltung (HERMANN & KELLER).

Die fötale anektatische Lunge füllt den Thorax ohne Zwang aus, d. h. sie weicht bei Oeffnung des Brustkastens nicht zurück und zeigt beim DONDERS'schen Versuch, s. oben, keine Spannung (BERNSTEIN). Dieser Zustand wird auch durch die erste Athmung nach der Geburt nicht geändert; in der Leichenstellung füllt die Lunge den Thorax ebenfalls noch vollkommen aus, kollabirt nicht bei der Oeffnung und zeigt keinen DONDERS'schen Druck (HERMANN). Aspiration ist also hier nur während der Inspirationen vorhanden. Erst ganz allmählich bildet sich die permanente Aspiration aus, indem wahrscheinlich der Brustkasten schneller wächst als die Lunge, und so das bleibende räumliche Verhältniss entsteht, — beim Menschen anscheinend noch langsamer als bei Säugethieren (HERMANN, K. LEHMANN).

Wird nach Herstellung von Pneumothorax die Wunde verschlossen, so kann das Thier am Leben bleiben, seine Respiration ist nur weniger ergiebig; am günstigsten ist es natürlich, wenn der Verschluss im Augenblick der Exspiration geschieht (LANGENDORFF & COHN). Ein nach aussen sich öffnendes Ventil in der Wunde befördert die Herstellung des normalen Zustandes (NORTHRUP).

Ueber den Kreislauf in der Lunge und die Wirkung der Thoraxaspiration auf den allgemeinen Kreislauf s. p. 80, über die Vasomotoren der Lunge p. 100; der Tonus der Lungenarterien und überhaupt der Einfluss des Nervensystems auf dieselben ist relativ gering (LICHTHEIM, BRADFORD & DEAN, KNOLL). Stauung in den Lungengefässen erweitert die Alveolen, vermindert aber den respiratorischen Volumwechsel (v. BASCH). — Ueber die glatten Bronchialmuskeln s. unten sub 4.

3. Die Athembewegungen.

Während des ganzen Lebens erfolgt eine abwechselnde Erweiterung und Verengerung des Brustkastens und somit der Lungen, welche letzteren sich dabei vollkommen passiv verhalten. Bei der Erweiterung (Einathmung, Inspiration) tritt jedesmal ein Quantum neuer Luft ein, bei der Verengerung (Ausathmung, Exspiration) wird ein Theil der Lungenluft entleert. Es wird also die Lungenluft regelmässig partiell erneuert, und dadurch der bereits besprochene Gasaustausch zwischen Luft und Blut unterhalten. Die schichtweise diffusorische Gaserneuerung, wie sie ohne Athembewegung

eintreten würde, ist ein viel zu langsamer Prozess, um dem Ventilationsbedürfniss der Alveolen zu genügen.

a. Die Inspiration.

Die Inspiration geschieht stets durch Muskelwirkung. Die regelmässig wirkenden Inspirationsmuskeln sind: das Zwerchfell, die Scaleni und die Intercostales, namentlich die externi. Bei absichtlich tiefer oder wegen irgendwelcher Hindernisse angestrengter Inspiration treten noch andere, accessorische Inspirationsmuskeln in Thätigkeit, zunächst die Serrati postici superiores und die Levatores costarum, bei höchster Athemnoth die Sternocleidomastoidei, Pectorales, Serrati antici etc. Das Zwerchfell erweitert den Thoraxraum, indem es sich bei seiner Kontraktion, namentlich an den muskulösen Partien, abflacht, und an seinen Rändern, mit denen es in der Ruhe an der Thoraxwand anliegt, sich von ihr abhebt. Die übrigen Muskeln wirken erweiternd durch Hebung der Rippen; sie haben im Allgemeinen einen Verlauf von hinten und oben nach vorn und unten, und sind an ihrem oberen Ende durch die Wirbelsäule oder (z. B. Pectorales, Serrati antici) durch festgestellte Theile der oberen Extremität, fixirt. Inspiratorisch wirkt nach Einigen noch der Serratus posticus inferior, indem er die hintersten Insertionspunkte des Zwerchfells fixirt (Henle, Landerer).

Jede Rippe ist vermöge ihrer beiden an zwei Wirbelkörpern und einem Querfortsatze befindlichen Gelenke um eine horizontale Axe drehbar. Die Drehaxen je zweier korrespondirender Rippen konvergiren nach vorn unter Winkeln, die von oben nach unten abnehmen (oben 125°, unten 88°, Volkmann). Jede Rippenhebung, d. h. Drehung um die Axe nach oben, macht die geneigte Ebene, die man sich durch den Rippenbogen gelegt denkt, mehr horizontal, erweitert somit den Thorax im Querschnitte. Die Drehung der Rippen um ihre Axe ist jedoch durch die, freilich nachgiebigen, elastischen Knorpel, durch welche sie mit dem Sternum verbunden sind, auf enge Grenzen beschränkt. Mit jeder Rippenhebung erfolgt daher ausser einer Hebung des Sternum auch eine leichte Torsion der Knorpel um ihre Längsaxe. Aus der Lage der Drehaxen folgt ferner (Volkmann), dass die oberen Rippen, deren Axe mehr frontal steht, den Thorax mehr in sagittaler Richtung erweitern, die unteren dagegen, mit mehr sagittaler Axe, mehr in frontaler Richtung.

Die Wirkung einiger Athemmuskeln ist zweifelhaft und streitig, besonders die der Interkostalmuskeln. Zur Aufklärung benutzt man die Wirkung künstlicher Reizung, oder die Messung des Abstandes der Insertionspunkte bei künstlich an der Leiche hervorgebrachter In- und Exspirationsstellung, oder endlich die Wirkung von Klammern, welche an Stelle der Muskeln an der Leiche angebracht werden. Eine alte theoretische Betrachtung (Hamberger) ergiebt Folgendes: Sind in Fig. 24 RR' und rr' die hinteren (nach vorn absteigenden) Abschnitte zweier benachbarter Rippen in ihrer Ruhestellung, RR'' und rr'' dieselben in der Inspi-

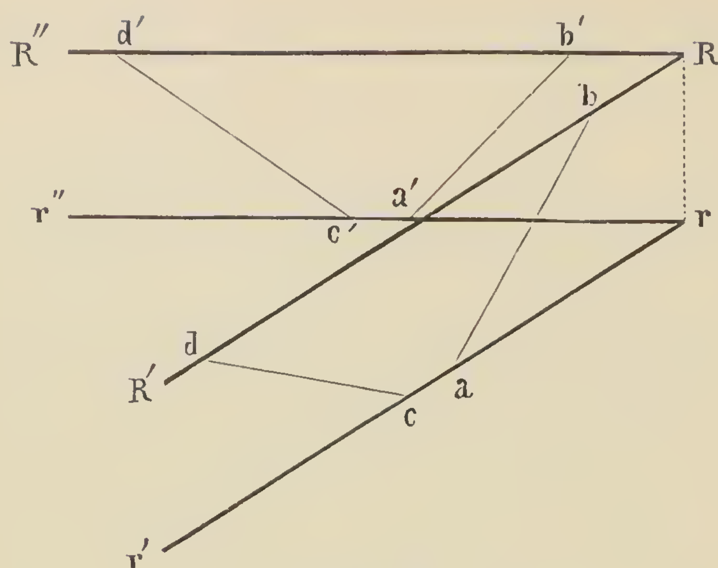


Fig. 24.

rationsstellung, stellt ferner *a b* eine Faser der Intercostales externi, *cd* eine der interni dar, so muss offenbar, wie schon der Augenschein lehrt, der Abstand *ab* in der gehobenen Stellung *(a'b')*, *cd* dagegen in der gesenkten, am kleinsten sein. Hieraus folgt umgekehrt, dass Verkürzung von *a b* beide Rippen heben, von *cd* dagegen beide senken muss. Am vorderen, zum Sternum aufsteigenden Rippenabschnitt müssen umgekehrt die hier fast allein vorhandenen Interni (Intercartilaginei) inspiratorisch wirken. Diese theoretischen Ableitungen sind durch neuere Versuche an Hunden bestätigt (Masoin & R. du Bois-Reymond, Bergendal & Bergman, R. Fick); auch kontrahiren sich die Externi und Intercartilaginei zugleich mit dem Zwerchfell.

Während die Rippenheber den Thorax im Querschnitt erweitern, vergrössert die Zwerchfellkontraktion den Längendurchmesser. Je nachdem die Rippen- oder die Zwerchfellbewegung vorwiegt, unterscheidet man einen Kostal- und einen Abdominaltypus der Athmung. Letzterer Name rührt davon her, dass jede Zwerchfellabflachung die Baucheingeweide nach unten drängt, also die Bauchwand hervorwölbt. Dass der Kostaltypus beim weiblichen, der Abdominaltypus beim männlichen Geschlechte vorwiege, wird vielfach bestritten. Bei tiefer Athmung überwiegt der kostale Antheil (Hutchinson), welcher überhaupt leistungsfähiger ist, als der abdominale (Sewall & Pollard).

b. Die Exspiration.

Die Exspiration geschieht in der Regel passiv, nämlich dadurch, dass die bei der Inspiration aus ihrer Gleichgewichtslage gebrachten Thoraxwandungen nach dem Aufhören der Inspirationskräfte durch Schwere und Elastizität wieder in jene zurückkehren. Die Schwere zieht die gehobenen Rippen wieder herab; die Elastizität der Lungen zieht das Zwerchfell wieder in die Höhe und die Thoraxwände einwärts, die Elastizität der torquirten Rippenknorpel bringt die Rippen wieder in ihre natürliche Lage. — Bei angestrengter Exspiration (bei manchen Thieren stets) treten ausserdem Muskelkräfte in Thätigkeit, und zwar haben die Exspirationsmuskeln im Allgemeinen die Richtung von hinten und unten nach vorn und oben. Die hauptsächlichsten

Exspirationsmuskeln sind die Bauchmuskeln, welche bei ihrer Kontraktion den Bauchinhalt komprimiren und dadurch das Zwerchfell in die Höhe treiben; auch ziehen sie die Rippen nach unten; dasselbe thun die Quadrati lumborum und die Serrati postici inferiores (vgl. jedoch p. 127). Die Rippen werden ferner gesenkt durch die Intercostales interni (s. oben). Wie die Herabziehung der Rippen den Thorax verengt, ergiebt sich aus dem oben Gesagten.

c. Die Wirkungen auf Lunge und Brustkasten.

Da die Lungen jeder Bewegung der Thoraxwand nachfolgen müssen, so bewirkt jede Inspiration eine Vergrösserung der Lungen im Querschnitt und in den Längsdurchmessern (auch in der Wandschicht, da die Randtheile des Zwerchfells sich von der Thoraxwand abheben). Letzteres ist mit einem Herabrücken der ganzen Lunge längs der Thoraxwände verbunden, und bedingt schon für sich, auch ohne Erweiterung des Thoraxquerschnittes, eine Vergrösserung des Lungenquerschnitts, da durch das Herabrücken in dem kegelförmigen Thorax jede Lungenschicht in einen tieferen, also grösseren, Thoraxquerschnitt gelangt. Das Herabrücken der Lungen zieht auch Luftröhre und Kehlkopf bei der Inspiration etwas nach unten, was man leicht von aussen bemerkt.

Der respiratorische Wechsel des Luftgehaltes der Lungen, welcher höchst wahrscheinlich hauptsächlich die nachgiebigsten Theile, die Alveolen, betrifft, ist je nach der Tiefe der Athmung sehr verschieden. Die in- oder exspirirten Luftvolumina kann man bequem durch kalibrirte Glockengasometer (sog. Spirometer) oder Gasuhren messen.

Zustand tiefster Inspiration . . . .

Komplementärluft (1600)

„ gewöhnlicher Inspiration . . . . . .

Respirationsluft (500)

„ gewöhnlicher Exspiration . . . . . .

Reserveluft (1600)

Vitalkapazität (3700)

„ tiefster Exspiration. . . . .

Kollapsluft

„ des Kollapses nach Eröffnung des Thorax

Minimalluft

„ der Anektase . . . .

Residualluft (800)

Die Volumina, um welche es sich handelt, ergeben sich annähernd aus dem Schema (die Zahlen in ccm, meist nach Hutchinson, die Residualluft nach Hermann & Berenstein). Die gewöhnliche Athmung (nach Marcet nur 250) ist, wie man sieht, sehr flach, besonders beim Manne,

und wechselt nur etwa $^1/_6$ (resp. $^1/_{11}$) des gesammten Luftgehalts der Lungen. Der grösste mögliche Luftwechsel (die Vitalkapazität) beträgt dagegen über $^4/_5$.

Da es sehr schwer ist, willkürlich den Stand gewöhnlicher In- und Exspiration herzustellen, so sind die drei oberen Volumina sehr unsicher, sicherer ihre Summe, die Vitalkapazität, welche durch tiefste Einathmung, und dann tiefste Ausathmung in das Spirometer, gemessen wird. Sie zeigt sich von Körpergrösse, Geschlecht, Beschäftigung u. s. w. abhängig; bei erwachsenen Männern beträgt sie im Mittel 3770 ccm (Arnold).

Zur Bestimmung der Residualluft haben sich folgende Methoden als die brauchbarsten erwiesen: 1) Bestimmung des Luftgehaltes der Leichenlunge im komprimirten Thorax, durch Zubinden der Luftröhre, Herausnehmen der Lunge, Wägung und Volummessung derselben (Hermann & B. Jacobson); dies Verfahren ergiebt nur ungefähre Werthe, um 900 ccm. 2) Nach tiefer Exspiration wird die Lunge mit einem gemessenen Volum Wasserstoffgas in Verbindung gebracht, und nach 6—10-maligem Hin- und Herathmen der Wasserstoffgehalt des Gases bestimmt, woraus sich die Residualluftmenge berechnen lässt (H. Davy); es existirt nur eine Bestimmung von Davy an sich selbst, zu 672 ccm. 3) Die Lungenluft wird durch längere Wasserstoffathmung in einem Spirometer A wasserstoffhaltig gemacht, und nach tiefer Exspiration mit einem zweiten Spirometer B in Verbindung gebracht, welches ein bekanntes Luftvolum enthält; nach mehrmaligem Hin- und Herathmen ergiebt sich das Residualvolum aus den Wasserstoffgehalten der Gase in A und B (Hermann & Berenstein); dies Verfahren, bei welchem jede Dyspnoe vermieden wird, ergab im Mittel zahlreicher Versuche 800 ccm für Männer, allgemein $^1/_4$—$^1/_5$ der Vitalkapazität. 4) Die Person wird in einem Behälter luftdicht eingeschlossen, und mit einem Spirometer verbunden: durch Saugen am Behälter bei unverändertem Thoraxstande entleert die Lunge passiv ein Luftquantum in das Spirometer, aus welchem sich, wenn die Druckverminderung bekannt ist, das Luftvolum der Lunge, also bei tiefster Exspirationsstellung die Residualluft, berechnen lässt (Pflüger); solche Versuche ergaben im Mittel 500 ccm; ihre Schwierigkeit besteht in der Aufgabe, den Thorax unverändert zu halten. 5) Die Methoden, bei welchen in tiefster Exspirationsstellung aus einem in starre Wände eingeschlossenen Luftquantum inspiratorisch gesogen, und aus der eintretenden Druckverminderung das Residualvolum berechnet wird, gaben meist unbrauchbare Resultate, weil die Vergrösserung des Thoraxvolums nicht genau bekannt war; wird letztere durch Einschliessung des Körpers in eine Art Plethysmograph direkt bestimmt, so erhält man als Werth der Residualluft etwa die Hälfte bis ein Drittel der Vitalkapazität (Gad, Schenck), was anscheinend zu viel ist.

Als Minimalluft wird der nicht entweichende Luftrest der kollabirten Lunge (p. 125 f.) bezeichnet (Hermann); Bestimmungen existiren bisher nur für Thiere (Lehmann, Kochs). Kollapsluft (Hermann) ist der durch Eröffnung des Thorax entweichende Theil der Residualluft.

Verbindet man die Luftwege mit einem äquilibrirten Spirometer oder analogen Vorrichtungen und schreibt man die Bewegungen der Glocke auf, so gewinnt man Athmungskurven, welche die Volumina der ein- und austretenden Luft erkennen lassen (Aëroplethysmograph, Gad).

Der oben zu $^1/_6$ bei gewöhnlicher Athmung veranschlagte mechanische Ventilationskoëffizient ist nicht identisch mit dem chemischen, da, wie durch die Davy'sche Wasserstoffmethode gefunden wird (Gréhant), ein Theil der eingeathmeten Respirationsluft gleich bei der folgenden Exspiration wieder herausgeht, also nichts zur Erneuerung beiträgt. Die letzte Spur von 500 ccm eingeathmeten Wasserstoffs ist nach der 6. bis 10. Respiration entleert (Gréhant).

Da in den ersten Lebenstagen die Lunge den eröffneten Thorax ganz ausfüllt (vgl. oben p. 126), so fehlt dem Neugeborenen die Kollapsluft, oder es ist für ihn Residualluft = Minimalluft. Da hiernach die Lunge bei jeder Exspiration nahezu luftleer wird, so ist der Ventilationskoëffizient des Neugeborenen ungemein gross, seine Lufterneuerung nahezu integral (Hermann).

Die Athembewegungen verändern zugleich den Druck im Thorax und den Blutgefässen. Der negative Druck im Thorax und im Herzen (die Aspiration des Thorax) wird durch Inspiration vermehrt, durch Exspiration vermindert. Bei aktiver Exspiration mit behindertem Lufteintritt durch Verschluss der Stimmritze wird die eingeschlossene Luftmasse komprimirt, der Thoraxdruck positiv, und das Einströmen des Blutes in die Venenstämme und das Herz behindert (vgl. p. 83). Dieser Zustand tritt besonders beim Schreien und Drängen (Bauchpresse) ein; bei letzterem dient die im Thorax eingeschlossene Luft als Widerlager für die Kompression des Bauchinhaltes. Ueber den Einfluss der Athembewegung auf den arteriellen Blutdruck vgl. p. 80 f.

Die Messung des intrathorakalen Drucks und seiner respiratorischen Veränderungen ist noch nicht in befriedigendem Masse erfolgt. Der Donders'sche Versuch (p. 126) ergiebt ihn nur für die Leichenstellung. Zur Messung am Lebenden ist die Schlundsonde mit angesetztem Manometer benutzt worden (Schreiber, Luciani, Rosenthal); als exspiratorischer Werth ergab sich so beim Menschen minus 3—$4^1/_2$, als tief inspiratorischer minus $7^1/_2$—9 mm Hg (Rosenthal); jedoch sind die Werthe wegen der eigenen Elastizität der Schlundwand nicht ganz genau. Aehnliches gilt von den Bestimmungen an Thieren durch ein mit dem Perikard verbundenes Manometer (Adamkiewicz, Jacobson). Direkte Messung im Pleuraraum am lebenden Menschen, allerdings unter nicht ganz normalen Verhältnissen, ergab 2—4, resp. 4—7 mm (Aron). Auf indirektem Wege, durch Anstellung des Donders'schen Versuches an der Leiche bei künstlich nachgeahmten Respirationsstellungen, ergab sich für den Hund als mittlerer inspiratorischer negativer Druck 9,4 mm, als Druckschwankung 5,5 mm Hg (Heynsius).

Der (in der Ruhe dem Atmosphärendrucke gleiche) Druck der in den Athemwegen enthaltenen Luft erleidet wegen der Enge der Zugänge (Nasenlöcher, Stimmritze) geringe Schwankungen, eine negative (etwa 1 mm) bei der Inspiration, eine positive (1—3 mm) bei der Exspiration (Donders). Man kann sie nachweisen (und auch graphisch registriren): bei Thieren, indem man ein Manometer seitlich mit der Trachea in Verbindung setzt, beim Menschen, indem man das Manometer in ein Nasenloch bringt und bei geschlossenem Munde durch das andere athmet. Natürlich hängt ihr Betrag ganz von der Geschwindigkeit der Luftbewegung und von der Weite

des Zugangs ab, und nimmt nach den Alveolen hin an Grösse zu. Ein Korrelat dieser Druckschwankung zeigt der Aussenraum, wenn man ein Thier in einen nicht zu kleinen Behälter einschliesst, welcher mit einem Manometer oder Pantographen kommunizirt, und zwar natürlich Steigen bei der Inspiration, Sinken bei der Exspiration (Hermann).

Die Druckschwankung der Athemwege ist eins der einfachsten Mittel, die Athembewegung graphisch darzustellen (vgl. auch p. 130); statt des schreibenden Manometers genügt der Marey'sche Pantograph (p. 2). Ergiebigere Druckschwankungen, welche noch besser zum Aufschreiben geeignet sind, erhält man mit endständigem Luftröhrenmanometer (hiermit misst man auch die Saug- und Druckkraft der Athmung, p. 133); jedoch ist es dann rathsam, zur Verhütung von Dyspnoe zwischen Luftröhre und Manometer ein geräumiges Luftreservoir einzuschalten (Hering); statt der Trachealkanüle genügt auch eine über den Kopf gezogene trichterförmige Kautschukkappe. Ausser den Volum- und Druckschwankungen kann man auch die Durchmesser- und Umfangsänderungen des Thorax graphisch registriren, erstere durch Tasterzirkel, zwischen deren Branchen elastische Hohlkörper eingeschaltet sind (Thorakographen, Stethographen), letztere durch Gürtel mit ähnlicher Einschaltung (Pneumographen, Atmographen); die Druckänderungen in den Hohlkörpern werden durch den Marey'schen Pantographen registrirt. Auch kann man einzelne Punkte des Brustumfanges oder des Zwerchfells auf Triebwerke, welche mit Zeigern verbunden sind (Sibson's und Ransome's Thorakometer), oder auch schreibende Hebelsysteme (Rosenthal's Phrenograph, Riegel's Stethograph) wirken lassen, u. dgl. Zur Aufnahme des ganzen Thoraxprofils dienen Vorrichtungen, welche aus zahlreichen parallelen Stäben bestehen, welche sich durch Schwere oder Elastizität mit ihren Enden dem Thorax anlegen und in dieser Stellung fixirt oder graphisch verzeichnet werden (Demeny, Eckerlein), endlich die Photographie (Hasse). Die Stellung des Zwerchfells wird durch die Körperlage (Gewicht der Eingeweide), Kleidung etc. mannigfach modifizirt.

Der Druck in den Athemwegen, in oben angegebener Weise registrirt, zeigt auch kardiale Schwankungen (Ceradini). Diese sog. „kardiopneumatische Bewegung“ (Landois) scheint daher zu kommen, dass der Herzschlag auf die Lungen wie auf ein Marey'sches Luftkissen wirkt.

An Kehlkopf, Luftröhre und Brust hört man, namentlich bei der Inspiration, Athmungsgeräusche, welche an den ersteren einen hauchenden (bronchialen), an der Lunge einen schlürfenden oder zischenden (vesikulären) Charakter haben, erstere dem Laut h oder ch, letztere dem w oder f ähnlich.

Die Betrachtung der Athmungsorgane der im Wasser lebenden Säuger, ferner der Vögel, der übrigen Wirbelthierklassen und der Wirbellosen würde den Rahmen dieses Werkes überschreiten.

4. Die zuleitenden Luftwege und die Bronchien.

Oberhalb des Kehlkopfs setzt sich der Respirationskanal, unter Kreuzung mit dem Digestionskanal, in das Cavum pharyngonasale, die Choanen und die Nasenhöhle fort; durch die Mundhöhle wird nur ausnahmsweise geathmet; beim Pferd und Schwein kann durch den Mund überhaupt kaum geathmet werden, weil die Epiglottis höher steht als

das Gaumensegel (Bowles)*), noch mehr ist dies bei den Cetaceen der Fall. Der ganze Respirationskanal besitzt eine nach aussen gerichtete Flimmerbewegung, welche für die Herausbeförderung von Staub, Russ, Schleim aus der Lunge von fundamentaler Bedeutung ist. Auch sonst ist der Zuleitungskanal reich an Schutzvorrichtungen für die Lunge, so das Geruchsorgan, die Verschlussvorrichtung der Stimmbänder, die Entleerungsbewegungen des Niesens, Hustens, Räusperns etc., endlich die Vorwärmung und Befeuchtung der Luft in dem langen Kanal (vgl. p. 113).

Die Mechanik des Stimmritzenschlusses ist bei der Lehre von der Stimme zu erörtern. Die Bedeutung desselben zeigt sich in dem Schutze gegen irrespirable Gase (p. 123), dem Abfangen von Speisetheilchen beim Falsch-Schlucken u. s. w.

Nach Durchschneidung beider Vagi gehen die Säugethiere nach 24—48 Stunden an einer Lungenentzündung durch eingedrungene Fremdkörper zu Grunde, welche im Wesentlichen von Lähmung des Kehlkopfes, verbunden mit Schlucklähmung, herzuleiten ist (Traube, O. Frey).

Andere angebliche Ursachen des Todes nach Vagusdurchschneidung, wie Hyperämie der Lungen (vgl. p. 100), trophische Veränderungen des Herzens (p. 98), Verdauungsstörungen (Timofeew, Krehl) sind durchaus streitig und zweifelhaft. Hunde überleben die Durchschneidung beider Vagi länger, wenn man sie in mehrmonatlichem Intervall vornimmt, und die Thiere durch eine Magenfistel ernährt (Herzen, Pawlow).

Räuspern und Husten sind reflektorische, mit Schall verbundene Sprengungen der verengten resp. geschlossenen Stimmritze; hierdurch können Schleim und Fremdkörper herausgeschleudert werden. Ein ähnlicher, jedoch noch nicht völlig aufgeklärter Vorgang ist das Niesen. Die respiratorischen Luftströme im Zuleitungsapparat werden in mannigfachster Weise zu anderen Zwecken verwendet, zum Hauchen, Schnäuzen, Gurgeln, Blasen, Saugen, Singen, Sprechen. u. s. w. Bis auf beide letzteren, welche im 9. Kapitel behandelt werden, sind diese Vorgänge ohne Erläuterung verständlich. Ueber die höchsten erreichbaren Sauge- und Blasedrücke gehen die Angaben sehr auseinander; es scheint, dass erstere bis über $^1/_5$, letztere bis über $^1/_3$ Atm. gehen können. (Ueber Saugen mit den Mundwerkzeugen s. unter Verdauung.) Beim Kaninchen ist die Saugkraft grösser als die Druckkraft (Seelig). Mit Müller'schen Ventilen kann man künstliche regulirbare Widerstände einführen (vgl. p. 115); ein Widerstand von 2 bis 5 mm Hg wirkt beim Menschen schon sehr ermüdend (Langlois & Richet).

An den Athembewegungen betheiligt sich der Zuleitungsapparat aktiv durch inspiratorische Erweiterung der Nasenlöcher und der Stimmritze, erstere beim Menschen nur in der Dyspnoe beträchtlich. Die Stimmbandbewegung fehlt vielen Personen (80 pCt., Semon),

*) Nach einer Privatmittheilung gehen Pferde, wenn sie durch das Maul athmen müssen, an Alpenpässen bald zu Grunde.

bei denen die Glottis beständig weit ist. Das passive Herabrücken des Kehlkopfs bei der Inspiration ist schon erwähnt (p. 129).

Reizung der peripherischen Vagusenden macht eine eben nachweisbare Verkleinerung des Lungenvolums (Schiff, Gerlach u. A.), welche offenbar nur von den glatten Bronchialmuskeln herrühren kann; stärkere Reizung macht bei manchen Thieren Volumvergrösserung, es sind also auch erweiternde Fasern vorhanden (Roy & Brown, Sandmann, mehrfach bestritten). Eine deutlichere Wirkung zeigt sich beim Durchtreiben von Luft durch die an der Oberfläche mit Löchern versehene Lunge (Mac Gillavry), oder auch beim Einblasen von Luft in die unversehrten Lungen unter gemessenem Druck (Einthoven, Lazarus); Vagusreizung vermehrt deutlich den Widerstand. Wahrscheinlich sind die verengenden Kontraktionen nicht allgemein, sondern vielleicht peristaltisch ihre Stelle wechselnd, woraus sich der geringe Einfluss auf das Volum erklären würde (Mac Gillavry). Durchschneidung der Vagi vergrössert das Lungenvolum, die Muskeln haben also einen Tonus; die centripetalen Vagusfasern wirken auf beide Fasergattungen reflektorisch (Roy & Brown). Die physiologische Bedeutung der Bronchialmuskeln ist noch unbekannt.

Bei der Schildkröte ist die glatte Lungenmuskulatur stark entwickelt, und auch ein Mantel von quergestreiften Fasern vorhanden; hier sollen die Lungen selbstständige Athembewegungen machen können, welche vom Vagus vermittelt sind; derselbe wirkt sehr kräftig verkleinernd (Fano & Fasola).

5. Der Rhythmus und die Innervation der Athembewegungen. Die Erstickungserscheinungen.

a. Der Rhythmus der Athmung.

Die Athembewegungen erfolgen unwillkürlich (auch bei Schlafenden und Betäubten) in einem bestimmten Rhythmus und mit bestimmter Tiefe. Der Wille kann beides beliebig variiren, auch, freilich nur auf kurze Zeit, die Bewegung unterdrücken. Die durchschnittliche Frequenz ist beim Erwachsenen 18—20 in der Minute.

In frühem und spätem Lebensalter, beim weiblichen Geschlecht, bei erhöhter Temperatur, bei Muskelanstrengungen, während der Verdauung, bei Gemüthsbewegungen, nach einer zeitweisen Unterdrückung (also etwa bei denselben Momenten, welche die Pulsfrequenz erhöhen) sind die Athembewegungen häufiger, beim Neugeborenen 50—70. Im Allgemeinen kommen in jedem Zustande auf 4 Herzkontraktionen eine In- und Exspiration. — Der Einfluss der Affekte betrifft nicht blos die Frequenz, sondern oft auch Tiefe und Form der Athembewegung; letztere bewirkt zuweilen charakteristische Töne oder Geräusche im Zuleitungsrohre. So sind mit Schallerscheinungen verbunden: die schnell aufeinander folgenden Inspirationen des Schluchzens, die tiefe Inspiration mit folgender kräftiger Exspiration beim

Seufzen, die langsame und anhaltende Inspiration durch den krampfhaft geöffneten Mund beim Gähnen, die stossweise unterbrochene Exspiration des Lachens u. s. w.

b. Das Athmungscentrum und seine Erregung.

Das Centralorgan für die Athembewegungen liegt im Kopfmark; Verletzung der betr. Stelle hebt sogleich die Athmung auf und ist für Warmblüter tödtlich (Flourens); man hat sie daher als „Lebensknoten" bezeichnet. Näheres über ihre Lage s. im 11. Kap.

Die Athmungsnerven (Phrenici, Intercostales, Thoracici etc.) entspringen jedoch nicht direkt aus dem Athmungscentrum, sondern aus dem Rückenmark. Hohe Rückenmarksdurchschneidung hebt daher ebenfalls die Athmung auf, durch Trennung der Verbindungsstränge vom Athmungscentrum.

Unter günstigen Umständen, z. B. nach Darreichung von Strychnin, ferner an Neugeborenen, sieht man auch an so operirten Thieren noch schwache automatische Athmung und dyspnoische und reflektorische Beeinflussung derselben; namentlich wenn man das Thier durch künstliche Athmung so lange am Leben erhält, bis das Rückenmark sich von seiner Erschütterung erholt hat (vgl. Kap. XI.). Die Athmungsfasern gehen also durch das Rückenmark nicht einfach hindurch, sondern machen in der grauen Substanz, wie alle Nerven, Station; diese Theile der grauen Substanz haben ähnliche Centralfunktionen, wie das Athmungscentrum (P. Rokitanski, v. Schroff, Langendorff, Wertheimer). Auch bei Insekten beschränkt sich das Athmungscentrum nicht auf den Kopf: abgeschnittene Hinterleibssegmente können noch athmen vermöge ihres Bauchstranganthei1s (Luchsinger, Langendorff). Jedoch scheint es nicht gerechtfertigt, die Impulse zur normalen Athmung den spinalen Centren, und dem Kopfmark nur regulatorische Einwirkung zuzuschreiben. Namentlich wird die Angabe, dass die spinale Athmung das Leben unterhalten könne (Wertheimer), vielfach bestritten (Girard, Bienfait).

Die Thätigkeit des Athmungscentrums wird höchst evident durch das Athmungsbedürfniss beeinflusst (Rosenthal). Wird künstlich durch Lufteinblasungen das Blut möglichst arteriell gemacht (p. 113), so hört die selbstständige Athmung auf (Apnoe). Umgekehrt wird die Athmung vertieft und es betheiligen sich immer mehr accessorische, besonders inspiratorische Athemmuskeln (Dyspnoe), wenn aus irgendwelchem Grunde die Venosität des Blutes zu gross ist, z. B. bei Vergeblichkeit der Athembewegungen wegen Pneumothorax, Verschluss der Luftwege etc., oder bei Sauerstoffmangel im Athmungsraum. Die

Dyspnoe ist ein regulatorischer Akt, welcher häufig das Blut auf die normale Beschaffenheit bringt; bei weiterer Zunahme der Venosität des Blutes geht sie jedoch in allgemeine klonische und tetanische Krämpfe (Erstickungskrämpfe) über, welche auf immer weiterem Umsichgreifen der Erregung im Kopf- und Rückenmark beruhen. Zu diesen Erregungserscheinungen gehört auch der allgemeine Gefässkrampf (p. 103 und 104), die Pulsverlangsamung (p. 98), ferner eine Erweiterung der Pupille. Bei immer fortschreitender Venosität des Blutes tritt schliesslich allgemeine Lähmung (Erstickung, Asphyxie, Suffokation) ein, weil der Sauerstoffmangel alle Organe unerregbar macht, so dass die vorhandenen dyspnoischen Reize nicht mehr wirken. Ihr Fortbestand zeigt sich jedoch darin, dass bei Wiederzufuhr von Sauerstoff die ersten Erscheinungen dyspnoische Erregungserscheinungen sind.

Die Apnoe, welche man auch an sich selbst durch eine Reihe schneller und tiefer Inspirationen hervorrufen kann, beweist, dass auch die gewöhnliche Athmung durch den Reiz des Athmungsbedürfnisses, welcher noch näher zu untersuchen ist (s. unten), hervorgerufen wird. Der Angriffspunkt dieses Reizes ist das Athmungscentrum selbst, und nicht, wie Manche behauptet haben, die peripherischen Enden seiner sensiblen Nerven, denn die Athmung besteht noch fort, wenn alle zum Athmungscentrum tretenden centripetalen Nerven durchschnitten sind (Rosenthal); die Athmung ist also kein Reflexakt.

Noch sicherer wird dies dadurch bewiesen, dass auch lokale Hirndyspnoe dyspnoische Athmung und Erstickungskrämpfe bewirkt. Unterbindet man nämlich alle vier Hirnarterien, so verfällt das Thier in Dyspnoe, Krämpfe und wird asphyktisch (Kussmaul & Tenner). Die Ursache liegt in dem gestörten Gaswechsel der Hirnsubstanz (Rosenthal); dass nicht die Anämie an sich die Krämpfe macht, wird dadurch bewiesen, dass Hemmung des venösen Abflusses die gleiche Wirkung hat (Hermann & Escher). Die Athmungscentra reagiren also auf den dyspnoischen Zustand mit immer stärkerer Erregung. Auch die erste Athmung des Neugeborenen wird hauptsächlich durch Dyspnoe in Folge der Unterbrechung der bisherigen Placentarathmung bewirkt (Schwartz); ob auch Hautreize dabei eine Rolle spielen, ist streitig. Zur foetalen Apnoe trägt auch eine geringere Erregbarkeit des Athmungscentrums und möglicherweise die Muskelruhe und die Untertauchung im Fruchtwasser (p. 139) bei. Die Verblutungs-

krämpfe (p. 89), denen ebenfalls dyspnoische Athmungen voraufgehen, beruhen wahrscheinlich ebenfalls auf der Reizung der nicht mehr mit arteriellem Blute versorgten Hirnsubstanz.

Welches die eigentlich erregende Substanz ist, ist noch zweifelhaft. Man muss annehmen, dass sie ein Stoffwechselprodukt des Gehirns, oder vielleicht der Gewebe überhaupt ist, welches durch die normale Blutzirkulation entweder weggeführt oder zerstört wird. In erster Hinsicht könnte z. B. an die Kohlensäure, in letzterer an Zerstörung und Sättigung durch den zugeführten Sauerstoff gedacht werden. Man drückt diese Alternative meist so aus, ob die normale Athmung, resp. Dyspnoe, durch Kohlensäureanhäufung oder durch Sauerstoffmangel unterhalten werde.

Ersteren Zustand erreicht man für sich durch Einathmung einer stark mit CO_2 versetzten, aber normal O-haltigen Luft (L. Traube), letzteren durch Einathmung indifferenter O-freier Gase, z. B. N_2, H_2 (Rosenthal); beide Fälle bewirken Dyspnoe; dass sie wirklich den vorausgesetzten Mischungszustand der Blutgase hervorbringen, ist durch direkte Untersuchung der letzteren festgestellt (Pflüger & Dohmen); namentlich wurde früher bezweifelt, ob nicht wegen der p. 118 erwähnten Umstände die N_2- oder H_2-Athmung ausser O_2-Mangel auch CO_2-Anhäufung bewirke, was aber nicht der Fall ist. Immerhin bleibt der Schluss, dass sowohl die Anhäufung der CO_2, als der Mangel an O_2 im Gehirn dieselbe Erregung herbeiführe, unbefriedigend. Man könnte daran denken, dass doch in allen Fällen die CO_2 das erregende Moment wäre, ihre Wirkung aber durch Sauerstoffmangel gesteigert wird (ähnlich wie die Wirkung des Strychnins), so dass sie nunmehr schon bei normalem CO_2-Gehalt eintritt (Hermann). Die Kohlensäure bewirkt auch reflektorisch von den oberen Luftwegen aus durch Vermittlung der Vagi Vertiefung der Inspirationen (Berns, Gad). Auf hohen Bergen soll durch Kohlensäureentziehung (Akapnie) die Athmung vermindert sein (A. Mosso).

In der Apnoe ist der Sauerstoffgehalt des arteriellen Blutes in der That vermehrt (p. 113), der des venösen aber vermindert (Ewald); letzteres wahrscheinlich durch Verminderung der Stromgeschwindigkeit, in Folge bedeutender Herabsetzung des arteriellen Blutdrucks (Pflüger). Neben der Sauerstoffvermehrung scheint auch Kohlensäureverminderung zur Apnoe beizutragen; denn ein reinen Sauerstoff athmendes Thier wird nicht apnoisch, obwohl sein Blut stark erhöhte O-Tension hat (Fredericq). Andrerseits wird angegeben, dass nach Durchschneidung der Vagi Apnoe nicht oder schwer zu Stande komme, also Hemmungswirkungen seitens der aufgeblasenen Lunge betheiligt seien (Brown-Séquard, Gad, Knoll); indess stehen dem andere Beobachtungen entgegen. Am schönsten beweist folgender Versuch, dass Apnoe und Dyspnoe nur von Einwirkungen auf die Hirnsubstanz selbst, und nicht von solchen auf peripherische Nerven herrühren: Lässt man das Karotidenblut eines Thieres A durch den Kopf eines anderen B strömen, und umgekehrt, so macht Trachealverschluss bei A Dyspnoe bei B, dessen verstärkte Athmung nun ihrerseits A in Apnoe versetzt (Fredericq). In der Apnoe scheint auch die Erregbarkeit des Athmungscentrums erniedrigt, und nicht blos der Reiz vermindert zu

sein; denn die Athmung beginnt erst dann wieder, wenn das arterielle Blut dunkel wird (Franz) und an Herz, Gefässen und Darm dyspnoische Erscheinungen auftreten (Knoll).

In der Dyspnoe werden nicht allein die gefässverengenden, sondern auch die erweiternden Nerven erregt, in manchen Gebieten tragen letztere den Sieg davon: ferner zahlreiche Absonderungs-, z. B. die Schweissnerven; endlich auch beide Gattungen der regulatorischen Herznerven (Dastre & Morat). Ueberhaupt kann die Dyspnoe als ein allgemeiner starker Reiz für sämmtliche Centralorgane, ja vielleicht für sämmtliche erregbaren Organe überhaupt betrachtet werden, auf welchen sie in der Reihenfolge ihrer Erregbarkeit reagiren, z. B. diejenigen des Kopfmarks früher als die des (isolirten) Rückenmarks, noch später die peripherischen Organe (Darm, Uterus, Gefässe im nervös isolirten Zustande, vgl. p. 104 und die Kapitel über Blase, Darm, Uterus etc.). Der dyspnoischen Blutdrucksteigerung wird eine günstige Wirkung hinsichtlich der Erhaltung der Herzthätigkeit zugeschrieben (Konow & Stenbeck).

Bei der Erstickung geht den letzten („terminalen") Athemzügen ein längerer, noch nicht aufgeklärter Athmungsstillstand vorher (Högyes, S. Mayer). Die Erstickungserscheinungen sind wesentlich andere, wenn der O-Mangel sehr allmählich eintritt; die Dyspnoe ist dann geringer, die Krämpfe bleiben aus, der Körper wird allmählich kühler (vgl. auch unter thier. Wärme), die Leistungsfähigkeit vermindert, die Gefässe sind erschlafft und mit dunklem Blute erfüllt (Cyanose). Im abgeschlossenen Luftraum wird der Sauerstoff bis auf geringe Reste verzehrt. Ueber Erstickungsblut vgl. oben p. 112, 121, über Stoffwechseländerungen durch chronische Athemnoth s. unter Stoffwechsel des Gesammtorganismus.

Bei Hirn- und Herzkranken kommt zuweilen ein eigenthümliches periodisches Aussetzen der Athmung vor, wobei jede Respirationsreihe mit einer tiefen Inspiration beginnt (Cheyne-Stokes'sches Phänomen). Da sich künstlich, durch Gifte, Vagusreizung (Langendorff), starke Abkühlung (Wertheimer), Ernährungsstörungen und Verletzungen in der Nähe des Athmungscentrums, ähnliche Erscheinungen hervorrufen lassen, so liegt wahrscheinlich eine Schädigung des unbekannten die Rhythmik bedingenden nervösen Mechanismus vor, welche an die Gruppenbildung verletzter Herzen (p. 95) erinnert (Luciani u. A.). Manche Thiere haben diesen Athmungsmodus normal, z. B. die Schildkröte (Fano), die Winterschläfer im Schlafe (Bongers, Delsaux). Auch am schlafenden Menschen wechselt die Athmungstiefe periodisch (Mosso).

Die Wärme erregt das Athmungscentrum stark; sie macht die sog. Wärmedyspnoe oder Wärmepolypnoe, d. h. eine starke Beschleunigung (bis 400 p. min., Richet) und schliesslich allgemeine Krämpfe. Die Wirkungen treten auch ein, wenn die Medulla oblongata durch Einlegen der Karotiden in sogenannte Heizröhren erwärmt wird (Fick & Goldstein, v. Mertschinski). Andere leiten die Wärmedyspnoe von Erregung sensibler Nerven her (Sihler, Richet). Bemerkenswerth ist, dass Hitze bei künstlicher Respiration die Apnoe verhindert (Ackermann); eine ähnliche Erregung des Athmungscentrums machen die Brechmittel Hermann & Grimm, vgl. Kap. IV.).

Die Verstärkung der Athmung durch Muskelanstrengung ist nicht dyspnoischer Natur (das Blut ist weniger venös als normal), sondern durch ein chemisches Produkt der Muskeln bewirkt (Zuntz & Geppert). Das Blut eines ange-

strengten Hundes, in die Gefässe eines anderen transfundirt, macht letzteren dyspnoisch (Mosso). Jedoch wird auch Betheiligung centripetaler Nerven an der Arbeitsdyspnoe behauptet.

Nervöse Einflüsse auf das Athmungscentrum.

Obwohl automatisch thätig, wird das Athmungscentrum doch von den verschiedensten Körperbezirken aus in seiner Thätigkeit beeinflusst. Die schon erwähnten Einflüsse des Willens und der Gemüthsbewegungen beruhen auf den Verbindungen des Centrums mit den Grosshirnhemisphären. Aber auch unwillkürlich (reflektorisch) wird die Athmung durch die mannigfachsten Empfindungsreize verändert: vertieft, verflacht, angehalten, verlangsamt, beschleunigt, oder in Form des Hustens, Niesens etc. modificirt. Hautreize können bei Scheintod Athembewegungen hervorrufen (vgl. auch p. 136).

Am mächtigsten sind diese Einwirkungen bei den sensiblen Nerven des Athmungsapparates selbst, vor allem beim Vagus. Durchschneidung eines oder beider Vagi verlangsamt und vertieft die Athmung, schwache Reizung der centralen Vagusenden beschleunigt sie. Der Erfolg starker Reizung ist unbeständig, meist Stillstand in Erschlaffung (passive Exspiration), häufig aber inspiratorischer Stillstand (letzterer kann als äusserste Beschleunigung bis zum Tetanus aufgefasst werden). Auch aktive Exspiration kommt vor. Von den Aesten des Vagus macht besonders der Laryngeus superior bei Reizung exspiratorischen Stillstand (Rosenthal). Diese Erscheinungen deuten darauf, dass der Vagus sowohl beschleunigende, als auch verlangsamende und hemmende Fasern enthält, dass ferner erstere tonisch erregt sind. Durch Kollabiren einer Lunge fällt der Tonusantheil ihres Vagus fort; der beständige Reiz hängt also mit dem Dehnungszustande zusammen (Loewy, Head).

Nächstdem scheinen namentlich die Nerven des Zuleitungsapparates, auch oberhalb des Kehlkopfs, z. B. der Nase, einzuwirken. Reizung der Nasenschleimhaut macht exspiratorischen Stillstand (Hering & Kratschmer), sowohl durch Vermittlung der Trigemini als auch der Olfactorii (Gourewitsch).

Es giebt kaum einen sensiblen Bezirk, von dem nicht Einwirkungen auf die Athmung nachgewiesen wären. Ausser den schon genannten seien noch angeführt: das Gebiet der Sehnerven in ihrem cerebralen Verlauf (Martin & Booker, Christiani), die Hornhaut (Guttmann), die Bauch- und Brusthaut (Stillstand beim Untertauchen in Wasser, Rosenthal & Falck, Brouardel & Loye), das Zwerchfell (der Phrenicus führt sensible Fasern, welche u. A. auf die Athmung wirken, Schreiber; v. Anrep & Cybulski), das Herz und die Aorta (François-Franck), die Baucheingeweide (Reizung des Splanchnicus macht exspiratorischen Stillstand, Pflüger &

Graham). Auch vom Halssympathicus (Consiglio, Hamburger), sowie vom peripherischen Vagusende (Doyon) sind Einwirkungen auf die Athmung behauptet, welche bisher nicht aufgeklärt sind.

Die meisten dieser Einwirkungen sind hemmend, jedoch ist dies wohl nur die gröbere Folge starker Reize, und die feineren Einwirkungen bestehen vermuthlich in komplizirten Modifikationen der Athmung, welche durch die der Natur nicht entsprechende künstliche Reizung der Nervenstämme nicht erhalten werden können: z. B. macht die Reizung der centralen Stümpfe der sensiblen Nerven des Kehlkopfs keineswegs Husten, oder die der Nasennerven Niesen. Dieser Umstand erklärt es, dass der eigentliche regulatorische Mechanismus der Athemreflexe, besonders die Wirkung der Vagi, noch in vielen Punkten streitig ist. Dass die Vagi lediglich die Vertheilung der Erregung auf die Zeit modifiziren, so dass z. B. die Beschleunigung mit genau entsprechender Schwächung der Athmung ohne Veränderung des Gesammteffekts verbunden wäre (Rosenthal), wird von Anderen bestritten (Gad, Langendorff). Ebenso streitig sind die Bedingungen, von denen es abhängt, ob die Reizung beschleunigend oder verlangsamend, in- oder exspiratorisch wirkt und wie die verschiedenen Fasern auf den Stamm und die Aeste vertheilt sind; auf die zahlreichen Arbeiten dieses Gebietes kann hier nicht eingegangen werden, zumal die Reizung des ganzen Vagus ein sehr grober Versuch ist, während die natürliche regulatorische Vaguswirkung höchstwahrscheinlich auf temporärer Erregung einzelner Fasern des Nerven beruht.

Fruchtbarer erscheinen die Versuche über Reflexe von den natürlichen Enden, d. h. von den Athmungsorganen aus, deren Abhängigkeit vom Vagus und seinen Aesten durch Durchschneidungsversuche geprüft werden kann. Experimentell festgestellte, nach Durchschneidung der Vagi wegfallende Reflexe sind namentlich folgende: Stimmritzenverschluss und Husten kann nicht allein vom Kehlkopf, sondern auch, wenn auch nicht so leicht, von Trachea, Bronchien und Pleura aus durch jede Art von Reiz, z. B. durch reizende Dämpfe, hervorgerufen werden (Nothnagel, Kohts u. A.). Im Kehlkopf sind die Stimmbänder selbst wenig hustenerregend; der wirksamste Punkt ist ein der Glottis respiratoria angehörender Theil der Giessbeckenknorpel. Aufblasung der Lunge wird durch eine Exspiration, Ansaugung durch eine Inspiration beantwortet, so lange die Vagi erhalten sind (Hering & Breuer); man hat diesen Versuch im Sinne einer „Selbststeuerung der Athmung" gedeutet, was jedoch nur dahin verstanden werden kann, dass die Vagi einen gewissen mittleren Dehnungszustand der Lunge zu erhalten tendiren. Das Alterniren von In- und Exspirationsstellung bleibt ja auch nach Durchschneidung der Vagi bestehen. Es mag noch erwähnt werden, dass nach Entfernung der vorderen Hirntheile Einzelreize, welche die Vagi treffen, je nachdem sie in In- oder Exspirationsstellung des Thorax fallen, Ex- resp. Inspiration bewirken (Marckwald & Kronecker). Bei Verengerung der zuleitenden Luftwege tritt Verlangsamung der Athmung ein. Dieselbe wird durch die Vagi vermittelt (Langendorff & Seelig).

Ueber die Lungenentzündung nach doppelseitiger Vagusdurchschneidung s. p. 133.

Drittes Kapitel.
Die Absonderungsvorgänge und ihre Produkte.

I. Der Absonderungsvorgang im Allgemeinen.

Unter Absonderung oder Sekretion versteht man die Bildung von Flüssigkeiten, welche entweder in innere Hohlräume des Körpers (z. B. Darmkanal, Pleurahöhle) oder auf die äussere Oberfläche ergossen werden und welche man Sekrete nennt. Die meisten werden von besonderen Absonderungsorganen oder Drüsen geliefert, einige beständig, andere nur zu gewissen Zeiten. Die Substanz der Sekrete stammt aus dem Blute, welches jedoch nur durch die geschlossene Kapillarwand hindurch Stoffe abgiebt.

Häufig wird der Begriff der Absonderung dahin erweitert, dass man alle Ausgaben des Blutes darunter einreiht; es sind dann auch alle Gewebssäfte und Gewebe, ferner die respiratorische CO_2-Ausscheidung als Sekrete zu betrachten. Von geringer Bedeutung ist es, den nach aussen fliessenden Sekreten eine besondere Bezeichnung als Exkrete zu geben. Richtiger bezeichnet man als Exkrete die Auswurfsstoffe des Organismus, gleichgültig auf welche Weise sie entstehen (ihre Aufzählung s. beim allgemeinen Stoffwechsel).

Die nicht von Drüsen gelieferten Absonderungen, wie die Flüssigkeiten der serösen Säcke, der Gelenke, der Hirnhöhlen, werden auch als Transsudate bezeichnet, ein Name, der bei dem jetzigen Stande der Wissenschaft nicht mehr passt. Sie werden nach den eigentlichen Absonderungen abgehandelt; das Folgende betrifft wesentlich die Drüsenabsonderung.

Geschichtliches. Die Alten hatten von der Natur der Absonderung so unklare Vorstellungen, dass z. B. der Nasenschleim lange als ein Abfluss aus dem Gehirn durch das Siebbein betrachtet wurde. Erst die Untersuchungen Schneider's über die Nasenschleimhaut (1660) beseitigten diesen Irrthum. Ungefähr um die gleiche Zeit wurde durch zahlreiche Arbeiten (Glisson, Wharton, Stenson, Rivini, Peyer, Brunner, Malpighi) die Anatomie der Drüsen genauer bekannt, welche aber erst in unserem Jahrhundert durch die Entdeckung der Nierenstruktur (Joh. Müller, Bowman) und durch das umfassende Werk Joh. Müller's über die Drüsen (1830) einen gewissen Abschluss erhielt. Der Absonderungsvorgang selbst musste so lange im Dunkeln bleiben, als man von der Geschlossenheit der Blutbahnen in den Drüsen noch nicht überzeugt war, sondern die blasigen und röhrigen Hohlräume der Drüsen mit den feinsten Arterien kommuniziren liess (Malpighi), so dass das Sekret als eine direkte „Kolatur“ des Blutes, dessen Körperchen in die feinen Räume nicht eindringen könnten, betrachtet, ja von Ruysch die Drüsen geradezu nur als aus Blutgefässen bestehend angesehen wurden. Die neuere Entwicklung der Ab-

sonderungslehre knüpft sich an die Entwicklung der Zellenlehre (Schwann) und an die Entdeckung der Osmose (Dutrochet), wurde aber erst durch die vivisektorischen Versuche an den Absonderungsnerven (Ludwig, Bernard) und durch die mikroskopische Vergleichung der ruhenden und thätigen Drüsen (Heidenhain) über das Niveau blosser Spekulation erhoben.

1. Die Absonderungsorgane.

Die Drüsen sind Organe, welche einen einfachen oder verästelten Kanal enthalten, der mit Zellen ausgekleidet und von Blutgefässen umsponnen ist; der Stamm dieses Kanals heisst Ausführungsgang. Bei den einfachsten Drüsen bilden die Zellen nur eine Fortsetzung des Epithels derjenigen Fläche, auf welche der Drüsenkanal mündet. Bei den meisten Drüsen sind aber die tieferen Zellen von spezifischem Bau, und namentlich ist dies der Fall bei denjenigen Drüsen, deren Kanäle an ihren feinsten Enden mit Erweiterungen (Acini) versehen sind, welche ein Zellenlager enthalten.

Das Wesentliche der Drüsen ist somit ein von Gefässen umsponnenes Zellenlager, welches meist als Wandschicht eines Röhrensystems entwickelt ist; die Oberfläche dieser Schicht ist durch vielfache Verzweigung, zuweilen auch durch knäuelförmige Aufwicklung der Röhren, sehr gross, bei Zusammendrängung auf ein möglichst kleines Volumen. Ausserdem sind die meisten Drüsen reich an Lymphgefässen und Nerven. Die Lymphgefässe entspringen aus den Spalträumen zwischen den Drüsenkanälen, Gefässen, Nerven etc., die Nervenfasern verzweigen sich in der Drüse und sind in manchen Drüsen bis zu den Zellen verfolgt worden (Pflüger).

Die Drüsen mit verzweigtem Kanal heissen zusammengesetzte, diejenigen ohne endständige Erweiterung der Kanäle tubulöse, solche mit endständigen Erweiterungen acinöse. Der Ausführungsgang grösserer Drüsen enthält häufig Erweiterungen, welche als Reservoirs für das fertige Sekret dienen (Harnblase, Milchcysternen), oder hängt mit wandständigen Reservoirs durch Kanäle zusammen (Gallenblase). — Die sog. Drüsen ohne Ausführungsgang (Milz, Lymphdrüsen, Follikel, Nebennieren, Thymus, Schilddrüse) sind keine eigentlichen Absonderungsorgane.

Gewinnung der Sekrete. Manche Sekrete gewinnt man einfach durch Auffangen bei der natürlichen Entleerung, oder durch Aufsammeln aus ihren Reservoirs nach Freilegung der letzteren. Meist aber ist zur Gewinnung reiner Sekrete und zur Feststellung ihrer Absonderungsgeschwindigkeit die Anlegung von Fisteln am lebenden Thiere erforderlich, d. h. künstliche Oeffnung des Ausführungsganges und Einführung von Röhren in den letzteren. Auch Flächensekrete, welche aus zahlreichen kleinen Drüsen der Schleimhaut stammen, kann man durch Fisteln, d. h. künstliche Oeffnungen des betr. Organs (Magenfisteln, Darmfisteln), nach aussen entleeren. Beide Arten von Fisteln kommen beim Menschen zuweilen pathologisch vor.

2. Die Absonderungsvorgänge.

Da viele Stoffe der Sekrete aus dem Blute stammen, so würde man an eine rein physikalische Sekretion denken können, wenn nicht fast alle Sekrete chemische Substanzen enthielten, welche im Blute nicht vorgebildet sind, also in der Drüse durch chemische Prozesse entstehen. Immerhin enthalten alle Sekrete eine Anzahl Blutbestandtheile, vor allem Wasser, Salze, häufig Eiweissstoffe, und es liegt nahe, wenigstens für diese Stoffe eine physikalische Ausscheidung durch Filtration oder Osmose anzunehmen; Filtration, weil ausserhalb der Kapillaren wohl stets ein geringerer Druck herrscht als in denselben; Osmose, weil das Blut eine andere Zusammensetzung hat als die die Kapillarwand bespülenden äusseren Flüssigkeiten, so dass eine Tendenz zur Ausgleichung, d. h. zum Austritt und Eintritt von Stoffen, vorhanden sein muss.

Unter Osmose versteht man die Erscheinungen, welche durch das Bestreben löslicher Stoffe, sich in einem Lösungsmittel gleichmässig zu verbreiten, hervorgebracht werden. Aus einer wässrigen Salzlösung, über welche Wasser mit freier Kommunikationsfläche geschichtet ist, tritt der gelöste Stoff, der Schwere entgegen, in das Wasser über, so lange bis die ganze Flüssigkeit gleiche Koncentration hat. Dies ist auch dann der Fall, wenn Lösung und Wasser durch eine durchlässige Scheidewand getrennt sind. Es giebt Scheidewände, welche nur Wasser, aber nicht den gelösten Stoff durchlassen; z. B. ist eine Niederschlagsmembran, wie sie bei Berührung von Kupfersulphat und Kaliumferrocyanid entsteht, nur für Wasser, nicht für Rohrzucker durchlässig. Ist diese Membran unnachgiebig (z. B. auf der Innenfläche einer Thonzelle niedergeschlagen) und bringt man über dieselbe eine Lösung, während unter derselben sich Wasser befindet, so kann man mittels einer Steigröhre oder eines Manometers den Druck messen, welchem das zur Lösung übertretende Wasser das Gleichgewicht halten kann, den osmotischen Druck; derselbe kann mehrere Atmosphären betragen. Indirekt lässt sich der osmotische Druck einer Lösung dadurch bestimmen, dass die ihm zu Grunde liegende Anziehungskraft zwischen gelöstem Stoff und Lösungsmittel jedesmal überwunden werden muss, wenn beide von einander getrennt werden sollen, also z. B. bei der Verdampfung oder beim Ausfrieren des Lösungsmittels; die hierbei erforderliche Arbeit erhöht den Siedepunkt und erniedrigt den Gefrierpunkt gegen den des reinen Lösungsmittels, und aus diesen Veränderungen lässt sich der osmotische Druck berechnen.

Für verdünnte Lösungen gehorcht der osmotische Druck sehr einfachen Gesetzen, und zwar ist er 1) proportional der Anzahl der gelösten Moleküle, 2) proportional der absoluten Temperatur, d. h. der gelöste Stoff verhält sich in seinem Ausdehnungsbestreben genau so, als wenn seine Moleküle als Gasmoleküle den Raum der Lösung erfüllten. Bei zusammengesetzten Verbindungen ist als Zahl der Moleküle die Zahl der elektrolytischen Ionen zu nehmen.

Isosmotisch oder isotonisch heissen Lösungen von gleichem osmotischem Drucke, welche demnach kein Bestreben haben, Wasser gegen einander auszutau-

schen. Ist demnach eine Zelle in eine ihrem Inhalt isotonische Lösung eingetaucht, so ändert sie ihr Volum nicht, während sie anderenfalls entweder sich verkleinert oder aufquillt.

Die erwähnten Gesetze gelten zunächst für sog. Krystalloidsubstanzen, d. h. Stoffe, welche eine bestimmte Löslichkeit besitzen, so dass sie, wenn aus der gesättigten Lösung ein Theil des Lösungsmittels verdampft, sich mit einem entsprechenden Theil und zwar im Allgemeinen krystallinisch, fest abscheiden. Als Kolloidsubstanzen bezeichnet man dagegen Stoffe, welche wie Eiweiss, Stärke, Gummi, keine bestimmte Löslichkeit besitzen, und daher beim Einengen ihrer Lösungen nicht einen bestimmten Bruchtheil fest abscheiden, sondern die Lösung wird immer dicklicher und schliesslich fest; solche Lösungen werden auch als „unechte“ bezeichnet. Alle Kolloidsubstanzen haben nur äusserst träge osmotische Wirkungen, einen sehr kleinen osmotischen Druck und ausserdem anscheinend einen grossen Reibungswiderstand für die molekulare Verschiebung. Sie haben sämmtlich ein sehr hohes Molekulargewicht. Durch ausgiebige Osmose gegen Wasser kann man Kolloid- und Krystalloidsubstanzen von einander trennen.

So unzweifelhaft auch diese physikalischen Vorgänge in gewissem Grade stattfinden, so wenig ist in den meisten Sekreten nachweisbar, dass sie wesentlich zur Bildung derselben beitragen. Vor Allem spricht hiergegen, dass viele Drüsen nur zu gewissen Zeiten absondern, obgleich doch der Blutdruck beständig vorhanden ist, und ebenso die Bedingungen des osmotischen Verkehrs. Freilich ist für viele dieser Drüsen erwiesen, dass gleichzeitig mit der Sekretion die Blutgefässe sich erweitern, also der Kapillardruck steigt, aber einmal sieht man an nicht drüsigen Organen keineswegs mit der Gefässerweiterung eine Filtration eintreten oder zunehmen, und zweitens kann durch Einwirkung von Giften (Atropin) die Sekretion unmöglich werden, während die Gefässerweiterung nach wie vor hervorgerufen werden kann (Heidenhain); auch giebt es Einwirkungen, welche Sekretion hervorrufen und gleichzeitig die Drüsengefässe verengen (Bernard). Die wichtigsten Thatsachen aber sind, dass die Sekretion fortdauern kann, auch wenn durch Unterbindung des Ausführungsganges der Druck in den Drüsenkanälen unvergleichlich höher wird, als in den Blutkapillaren der Drüse (Ludwig), und ferner an cirkulationslosen oder ausgeschnittenen Drüsen (Ludwig). Näheres s. unter Speichelabsonderung.

Diese Thatsachen, im Verein mit den schon berührten chemischen Prozessen deuten darauf hin, dass der ganze Sekretionsprozess eine Leistung der Drüsenzellen ist, welche bisher der Erklärung ebensosehr sich entzieht, wie die Leistungen anderer Elementarorgane, z. B. der Muskeln. In der That sind bei manchen Drüsen auch morphologische, mit der Sekretion verbundene Vorgänge in den Drüsen-

zellen entdeckt worden (Heidenhain). Auch enthalten manche Sekrete morphologische Bestandtheile.

Die chemischen Umsetzungen in den Drüsen sind nachweisbar mit Wärmeentwicklung verbunden (Ludwig), also mit Sättigung stärkerer Affinitäten; sie scheinen aber nicht durchweg oxydativer Natur zu sein, sondern eher in Spaltungen zu bestehen (vgl. die Pankreassekretion). Bei solchen Sekretionen, welche nur im Blute präexistirende Stoffe zur Ausscheidung bringen, also nicht mit chemischen Umsetzungen verbunden sind, wirken die Zellen zuweilen durch spezifische Anziehung für gewisse Stoffe wesentlich mit (vgl. Harnsekretion).

Die Bedeutung der Gefässerweiterung bei der Sekretion scheint wesentlich in der erleichterten Zufuhr von Materialien für die Sekretbildung, besonders auch von Sauerstoff, zu liegen.

3. Die Absonderungsnerven.

Alle Absonderungen stehen sichtlich unter dem Einfluss des Nervensystems, namentlich erfolgen die nur temporären lediglich auf Nervenreizung. Die oben gegen die Erklärung der Absonderung aus Filtration angeführten Gründe widerlegen zugleich die Annahme, dass die Absonderungsnerven lediglich Gefässnerven seien. Vielmehr müssen die Absonderungs- oder sekretorischen Nerven eine besondere Nervengattung sein, welche direkt die unbekannten Absonderungsprozesse der Drüsenzellen hervorrufen oder verstärken. Einige Erscheinungen sprechen auch für das Dasein absonderungshemmender Nervenfasern. Die mit der Sekretion verbundenen Cirkulationsänderungen in den Drüsen rühren nachweisbar von besonderen gefässerweiternden und verengenden Fasern her, welche den Drüsennerven beigemischt sind.

4. Galvanische Eigenschaften der Drüsen.

An den grösseren Drüsen des Frosches verhalten sich künstliche Querschnitte und Aetzstellen negativ elektrisch gegen die natürliche Oberfläche (Matteucci); jedoch fehlt diese Wirkung nach Entfernung des Blutgehaltes der Drüse (Hermann), und hängt daher wahrscheinlich mit Vorgängen im Blute zusammen, zumal sie auch anderen bluthaltigen Organen zukommt (vgl. p. 55).

Die drüsenreichen Häute und Schleimhäute der nackten Amphibien besitzen eine von der Aussenfläche gegen die Innenfläche gerichtete elektromotorische Kraft, welche sehr beträchtlich ist und von welcher auch die drüsenreichen Häute der Warmblüter und des Menschen weniger leicht feststellbare Spuren zeigen (du Bois-Reymond, Rosenthal). Diese Kräfte werden durch Aetzung der Oberfläche schnell vernichtet, so dass eine geätzte Haut- (oder Schleimhaut-)

Stelle sich positiv gegen eine ungeätzte verhält (du Bois-Reymond). Von Temperatur, berührenden Flüssigkeiten, Giften u. dgl. sind diese Ströme in mannigfachem Sinne abhängig (Hermann & v. Gendre, Biedermann u. A.).

Bei der Reizung der sekretorischen Hautnerven zeigen diese Ströme Veränderungen (Roeber), welche man auch als selbstständige Ströme (Sekretionsströme) auffassen kann. An der Froschhaut tritt ein dem Ruhestrom gleichgerichteter einsteigender Sekretionsstrom auf, welchem an vielen Hautstellen ein entgegengesetzter (aussteigender) Strom vorangeht (Hermann). An der Froschzunge wechseln beide Richtungen wiederholt ab; an der Haut der Warmblüter und mancher Amphibien ist der Sekretionsstrom rein einsteigend (Hermann mit Luchsinger. Junius u. A.); ebenso an den feuchten Stellen um Maul und Nase vieler Warmblüter (Luchsinger); an behaarten, nicht sezernirenden Hautstellen fehlt er (Bubnoff). Atropin, welches die Sekretionsvorgänge lähmt, beseitigt auch den Sekretionsstrom (Hermann). Der oben erwähnte aussteigende Antheil des Sekretionsstromes einzelner Hautbezirke nackter Amphibien kann durch Wärme, Aetzung, Ermüdung etc. verschwinden, unter gleichzeitiger Verstärkung des Ruhestroms (Hermann mit Bach & Oehler).

Leitet man von zwei symmetrisch gelegenen Hautstellen des Menschen zu einem Galvanometer ab, und strengt man die Muskeln der einen Seite an, so werden die Hautdrüsen mit erregt (oft tritt Schwitzen auf), und der entsprechende einsteigende Sekretionsstrom (s. oben) giebt sich zu erkennen als ein im Körper von der angestrengten zur ruhenden Seite gerichteter Strom (Hermann; der Strom ist von du Bois-Reymond entdeckt und irrthümlich als Muskelwirkung aufgefasst worden; vgl. Kap. VII.).

Die Ruheströme der Haut wurden früher ausschliesslich den Drüsen zugeschrieben; seit sie aber auch an drüsenlosen Häuten der Fische gefunden sind (Hermann), muss man dem Hautepithel einen Antheil zuerkennen, wofür auch spricht, dass sie bei oberflächlicher Hautätzung verschwinden, ohne dass die Drüsen todt sind, deren einsteigender Sekretionsstrom noch vorhanden ist (Bach & Oehler); auch sind sie neuerdings an der drüsenlosen Kropf- und äusseren Haut von Vögeln gefunden (Reid). Sie lassen sich (Hermann) aus der in den Epithelzellen von aussen nach innen fortschreitenden hornigen oder schleimigen Metamorphose des Protoplasma, d. h. als Demarkationsströme, erklären, wie die Ruheströme der Muskeln und Nerven (Kap. VII. und X.), indem der alterirte Theil des Protoplasma negativ gegen den unveränderten ist. Da ähnliche Prozesse auch in den Drüsenzellen stattfinden (s. unten), so lässt sich der Antheil der Drüsen am Hautstrom und dessen Zunahme bei der Nervenreizung aus dem gleichen Prinzip ableiten. Da die Drüsen-

zellen der Froschhaut erst beim Austritt des Sekretes zur wirksamen Ableitung gelangen, so kann man sich, wenn der Ruhestrom (Epithelstrom) stärker ist, als der Drüsenstrom, ein Stadium vermeintlich aussteigenden Sekretionsstroms, d. h. negativer Schwankung des Ruhestroms, erklären. Die an den Speicheldrüsen bei der Nervenreizung beobachteten Ströme zwischen Oberfläche und Hilus (Bayliss & Bradford) lassen vor der Hand die Beziehung zu den absondernden Flächen nicht übersehen.

5. Verrichtungen und Schicksale der Sekrete.

Während einige Sekrete nur die Bestimmung haben, den Organismus von gewissen Auswurfsstoffen zu befreien (z. B. der Harn), leisten die meisten in oder an dem Organismus gewisse Dienste, theils mechanischer, theils chemischer Natur. So wirken die meisten Verdauungssekrete auflösend oder chemisch umwandelnd auf die Nahrung, der Schleim der verschiedenen Schleimhäute erhält dieselben schlüpfrig und erleichtert die Fortbewegung des Inhalts, der Schweiss kühlt durch seine Verdampfung den Körper ab, die fettigen Sekrete scheinen für die Erhaltung gewisser Horngebilde von Wichtigkeit, und nützen an manchen Stellen, indem sie die Benetzung mit Wasser hindern (z. B. zur Zurückhaltung der Thränen auf der Conjunctiva; an den Federn der Schwimmvögel). Eine dritte Reihe von Sekreten steht mit der Fortpflanzung in Beziehung und dient zur Hervorbringung und zur ersten Ernährung der Embryonen und Jungen.

Die Substanz der direkt nach aussen entleerten Sekrete ist definitiv ausgeschieden; dagegen können die auf Schleimhäute sich ergiessenden Sekrete zum Theil noch einmal durch Aufsaugung in die Säfte zurückkehren; der Rest wird durch Muskel- oder Flimmerbewegung den natürlichen Oeffnungen zugeführt und entleert.

II. Die einzelnen Drüsenabsonderungen.

A. Die Verdauungssäfte.

1. Der Speichel und der Mund- und Rachenschleim.

In der Mundhöhle befindet sich stets Mundspeichel, eine schwach trübe, etwas fadenziehende, alkalische Flüssigkeit, von niedrigem spezifischem Gewicht (1,002—1,009). Die Trübung rührt von morphologischen Bestandtheilen her: 1. Mundepithelien, platte grosse Zellen, zuweilen noch in natürlichem Zusammenhang; 2. Speichel- oder Schleimkörperchen, runde kleine Zellen mit körnigem Inhalt; die Körner zeigen Molekularbewegung (Kap. VII.).

Die chemischen Bestandtheile des Mundspeichels sind: 1. Wasser; 2. Salze, besonders Chlorkalium, Chlornatrium und phosphorsaures Na-

tron; 3. Spuren von Eiweiss; 4. Mucin; 5. ein diastatisches Ferment (LEUCHS, 1831), als Ptyalin bezeichnet; 6. Rhodanverbindungen (TREVIRANUS, 1814), häufig fehlend; 7. Gase, besonders Kohlensäure (PFLÜGER, nach KÜLZ auch viel Stickstoff). — Vermöge des Ptyalins verwandelt der Speichel Stärke, besonders in gequollenem Zustande (Kleister), in Zucker (Genaueres bei der Verdauung).

Das Ptyalin kann durch mechanisches Niederreissen (p. 38) mittels eines Niederschlages von Kalkphosphat isolirt werden (COHNHEIM), ebenso durch Uebersättigen mit krystallinischen Salzen (KRAWKOW). Es findet sich auch in der Drüse vorgebildet (ELLENBERGER & HOFMEISTER). Das Rhodankalium (p. 20), an der blutrothen Färbung mit Eisenchlorid erkennbar, fehlt im menschlichen Speichel häufig, und im Thierspeichel meistens, so dass Manche seine Gegenwart pathologischen Mundaffektionen (Katarrhe, Zahnkaries) zuschreiben.

Der Mundspeichel ist ein Gemisch der Sekrete der Parotiden, Submaxillar- und Sublingualdrüsen, und des Mundschleims, welcher von zahllosen Schleimdrüsen der Mundhöhle gebildet wird, und dem Rachen- und Nasenschleim anscheinend gleich ist.

Die Drüsenspeichel (aus Fisteln gewinnbar [p. 142], Parotidenspeichel beim Menschen auch aus der natürlichen Oeffnung des Ductus Stenonianus) sind dem Mundspeichel mit Ausnahme des fehlenden Mundepithels in jeder Hinsicht ähnlich, nur im Mucingehalt verschieden. Der Parotidenspeichel ist am wenigsten schleimhaltig. Bei den Drüsenspeicheln fehlt zuweilen das zuckerbildende Ferment, noch häufiger das Rhodankalium.

Der Mundschleim und die übrigen Schleimarten sind schwer zu gewinnen (ersterer bei Thieren nach Unterbindung aller Speichelgänge); ihr Hauptbestandtheil ist Mucin.

Für die quantitative Zusammensetzung mögen folgende Analysen (von BIDDER & SCHMIDT, No. 2 nach HOPPE-SEYLER) angeführt werden (in 1000 Theilen):

	1. Mund-speichel. Mensch.	2. Parotiden-speichel. Mensch.	3. Submaxillar-speichel. Hund.	4.	5. Mund-schleim. Hund.
Wasser	995,16	993,16	991,45	996.04	990,02
Feste Bestandtheile . . .	4.84	6.84	8.55	3,96	9.58
organisirte	1,62	—	—	—	—
organische	1,34	3.44	2,89	1,51	3,85
unorganische	1,82	3,40	5,66	2,45	6,13

Ueber die genauere Zusammensetzung menschlichen Speichels giebt folgende Tabelle (nach HAMMERBACHER) Aufschluss; der Speichel enthielt 5,797 p. m. feste Bestandtheile:

In 100 Theilen fester Bestandth.:		In 100 Theilen Asche:	
Epithel und Mucin	37,985	KCl	38,006
Ptyalin und Albumin	23,978	K_2SO_4	13,908
Anorganische Salze	38,037	K_3PO_4	21,278
Rhodankalium	0,707	Na_3PO_4	16,917
		$Ca_3P_2O_8$	9,246
		$Mg_3P_2O_8$	0,338

Absonderung des Speichels und Schleims.

Aus Speichelfisteln fliesst in der Regel kein Sekret aus, wenn nicht die Mundschleimhaut durch Geschmacks- oder mechanische Reizung erregt wird; ausser dieser reflektorischen Sekretion soll noch eine associirte bei Kaubewegungen vorkommen. Die reichliche Speichelsekretion beim Uebelsein (Nausea) wird als Reflex vom Magen betrachtet. Der Schleim scheint beständig abgesondert zu werden, ebenso der Parotidenspeichel des Schafs (Eckhard).

Die sekretorischen Nerven verlaufen vom Gehirn: für die Submaxillar- und Sublingualdrüse durch den Facialisstamm, die Chorda tympani, den R. lingualis trigemini und einen von diesem zu beiden Drüsen abtretenden Zweig, welcher wesentlich aus Chordafasern besteht (Schiff, Bernard); für die Parotis durch den Glossopharyngeus, den Nervus Jacobsonii, den Petrosus superficialis minor, das Ganglion oticum und den Auriculotemporalis (Bernard, Nawrocki, Eckhard). Ausserdem erhalten alle Speicheldrüsen mit ihren Gefässen sympathische Fasern, welche vom Halssympathicus, also vom Rückenmark kommen.

Reizung der cerebralen Absonderungsnerven liefert, wenigstens an den unteren Speicheldrüsen, einen reichlichen und dünnflüssigen, Reizung der sympathischen einen spärlichen und zähen Speichel (Eckhard). Erstere erweitern und letztere verengen die Drüsengefässe (Bernard). Der Reflex vom Munde aus erregt nur die cerebralen Nerven. Durch schmerzhafte Reizung beliebiger Nerven kann sowohl Chorda- als Sympathicussekretion eingeleitet werden (Vulpian, Gley). Magenreizung bewirkt nur wenn sie heftig ist, Sekretion (Buff).

Die Absonderung ist mit einer Temperaturerhöhung verbunden; das Sekret ist bis 1,5° wärmer als das Karotidenblut (Ludwig, bestritten von Bayliss & Hill). Verschliesst man die Kanüle durch ein Manometer, so steigt dessen Druck weit über denjenigen der Karotis (Ludwig, vgl. p. 144). Ueber Wirkung des Atropins auf Sekretion und Cirkulation s. ebendaselbst.

Bei der Sekretion finden morphologische Veränderungen in

den Drüsenzellen statt. Bezüglich derselben sind zwei Arten von Drüsen zu unterscheiden (Heidenhain): 1. Eiweissdrüsen; sie liefern ein schleimfreies Sekret; hierher gehört die Parotis, bei manchen Thieren (Kaninchen) auch die Submaxillardrüse, ferner ein Theil der sog. Schleimdrüsen der Mundhöhle; 2. Schleim bereitende Drüsen, welche ein mucinhaltiges Sekret liefern; hierher gehören die übrigen Speichel- und Schleimdrüsen. Die ersteren enthalten in ihren Acinis nur Protoplasmazellen, die letzteren neben denselben hellere Schleimzellen mit Fortsätzen. Die Protoplasmazellen sind in den Schleim bereitenden Drüsen häufig in einer besonderen halbmondförmigen (Giannuzzi) oder cirkulären Randschicht des Acinus angeordnet. Manche Drüsen enthalten Acini beider Drüsenformationen. Stark thätig gewesene Drüsen enthalten nur Protoplasmazellen, von denen die Acini ganz erfüllt sind. Man hat hieraus geschlossen, dass die Protoplasmazellen sich durch schleimige Metamorphose ihres Inhalts in Schleimzellen verwandeln, und letztere zerfallend in das Sekret übergehen, während die ersteren sich durch Theilung ersetzen (Heidenhain). Da aber Kerntheilungsfiguren nicht gefunden werden (Bizzozero), so gewinnt die Ansicht mehr Boden (Ewald, Langley u. A.), dass die Schleimzellen nur ihren Schleim entleeren und dann wieder protoplasmatisch aussehen, ein Zellverbrauch also nicht stattfindet, und dass die Randzellen eine besondere Funktion haben. Die Speichelkörperchen sind wahrscheinlich abgelöste junge Zellen. Jedoch ist eine Auswanderung farbloser Zellen aus den Tonsillen beobachtet, welche hier in Betracht kommen könnte (Stöhr; vgl. Kap. IV.).

Während der Absonderung und bei Veränderungen der Absonderungsgeschwindigkeit durch die Reizstärke ändert sich der Wasser- und Salzgehalt in ganz anderer Weise als der Gehalt an organischen Bestandtheilen, welcher letztere an der frischen Drüse rascher wächst als der Wassergehalt, während an der ermüdeten das Umgekehrte der Fall ist. Man schliesst hieraus, dass die absondernden Nerven zwei Gattungen von Fasern enthalten: „sekretorische“, welche die Abscheidung des Wassers und der Salze aus dem Blute (in einer noch nicht aufgeklärten Weise) bewirken, und „trophische“, welche die angeführten Prozesse in den Zellen hervorrufen (Heidenhain). Atropin lähmt beide gleichmässig (Langley).

Nach Durchschneidung der Absonderungsnerven beginnt die Drüse nach einiger Zeit beständig zu secerniren (paralytische Sekretion, Bernard) und verfällt dann einer Degeneration. Vermuthlich ist jene Sekretion Wirkung einer degenerativen Erregung, wie sie auch an gelähmten Muskeln vorkommt (s. die Muskelphysiologie), jedoch fehlt es nicht an anderen Erklärungsversuchen.

Das Centralorgan für die Speicheldrüsen liegt im Kopfmark, sowohl für die cerebralen, als für die sympathischen Fasern (Bernard,

Eckhard & Loeb, Grützner & Chlapowski). Reflektorisch wird dasselbe erregt (s. oben) von den sensiblen und Geschmacksnerven des Mundes und Rachens, sowie vom Vagus. Ferner macht Reizung gewisser Grosshirnbezirke Speichelsekretion.

Nach Durchschneidung des Lingualis oberhalb des Abgangs der Chordafasern zur Drüse bewirkt Reizung der Zunge noch Speichelsekretion, welche demnach nur auf einem Reflex im Ganglion submaxillare beruhen kann (Bernard). Diese vielfach angezweifelte Thatsache und ihre Deutung ist neuerdings durch Versuche, welche andere Erklärungen ausschliessen, bestätigt worden (Wertheimer).

Die in 24 Stunden secernirte Speichelmenge wird sehr verschieden geschätzt ($^1/_2$—2 Kgrm.). Die flüssigen Bestandtheile des Speichels werden vermuthlich mit Ausnahme des Mucins grösstentheils im Verdauungskanal wieder resorbirt.

2. Der Magensaft.

Das Sekret der Magenschleimhaut gewinnt man aus Magenfisteln (p. 142) nur auf Reizung, am besten mechanische, der Schleimhaut. Der Magensaft ist eine farblose, klare, saure Flüssigkeit von 1,001 bis 1,010 spec. Gewicht, ohne morphologische Bestandtheile. Die hauptsächlichsten chemischen Bestandtheile des Magensaftes sind mehrere Fermente (vgl. Verdauung), von denen zwei bisher isolirt sind:

1) das *Pepsin* (Schwann, 1836), ein Eiweiss und Leim verdauendes Ferment;

2) das *Labferment* (Hammarsten, A. Schmidt, 1871), ein Milch koagulirender Körper.

3) Die *freie Säure* des Magensaftes ist Salzsäure (Prout, 1834). Von sonstigen Bestandtheilen sind noch Wasser, Salze und unbedeutende organische Beimengungen, namentlich Pepton, anzuführen.

Auf Grund qualitativer Reaktionen wird die Identität der freien Säure des Magensafts mit Salzsäure häufig bestritten; bewiesen ist sie dadurch, dass die Chlormenge des Saftes grösser ist als das Aequivalent sämmtlicher in ihm enthaltenen Basen (C. Schmidt).

Ueber die quantitative Zusammensetzung (p. mille) giebt folgende Tabelle eine Uebersicht (Bidder & Schmidt):

Magensaft des	Menschen	Hundes		Schafes
Wasser	994,4	973,1	971,2	986,1
Salzsäure	2,0	3,3	2,4	1,2
Organische Bestandtheile (Pepsin)	3,2	17,1	17,3	4,1
Salze	2,2	6,5	9,1	8,6

Bei Thieren ist der Magensaft etwas fadenziehend, was auf einen Schleim

gehalt schliessen lässt, obwohl Essigsäure keine Fällung giebt. Der nüchterne Magen, welcher, wie schon bemerkt, keinen Magensaft enthält, zeigt beim Hunde eine mit Schleim bedeckte Schleimhaut. Bei manchen Thieren, z. B. Hamster, besitzt die Kardialgegend besondere Drüsen, welche ein diastatisches Ferment absondern (Edelmann). Ueber die verdauenden Wirkungen des Magensaftes s. Kap. IV.

Absonderung des Magensaftes.

Der eben erwähnte Magenschleim scheint beständig abgesondert zu werden, und zwar von dem cylindrischen Epithel der Magenschleimhaut, welches sich allmählich durch jungen Nachwuchs regenerirt; der Absonderungsprozess ist noch nicht hinreichend bekannt.

Der Magensaft wird von zwei Drüsenarten geliefert: 1. Pylorusdrüsen, die blasse Pylorusregion einnehmend, cylindrische, am Grunde zum Theil etwas verzweigte, mit cylindrischen Zellen ausgekleidete Schläuche; 2. Fundusdrüsen, im grösseren, röthlichen Theil der Schleimhaut, cylindrisch, am Grunde verzweigt, und mit zwei Zellenarten versehen: a. die Hauptzellen (Heidenhain) oder adelomorphen Zellen (Rollett), in allen Theilen der Drüse, und im Drüsenhalse ausschliesslich vorhanden; cylindrisch, den Zellen der Pylorusdrüsen ähnlich; b. die Belegzellen (Heidenhain) oder delomorphen Zellen (Rollett), früher Labzellen genannt, rundlich, im Drüsenkörper wandständig hinter den Hauptzellen liegend, aber keine kontinuirliche Schicht bildend.

Die Absonderung des sauren Magensaftes ruht nach Versuchen an Thieren bei leerem Magen; bei langem Hungern tritt sie spärlich ein (Heidenhain); am Menschen enthält der Magen auch im nüchternen Zustande kleine Mengen sauren Saftes (Schreiber). Die Absonderung erfolgt bei Thieren durch den mechanischen Reiz eingeführter Speisen oder Speichels, wird aber anscheinend erst mit dem Beginn der Resorption reichlich, unter Röthung (Gefässerweiterung) der Schleimhaut.

Ueber den nervösen Mechanismus der Absonderung ist erst wenig bekannt. Die älteren Angaben, dass Durchschneidung und Reizung der Magennerven (Vagi. Plexus coeliacus) ohne Einfluss auf die Sekretion sei, führten zu der Ansicht, dass die in den Magen eingeführte Nahrung durch Reflex in den Ganglienzellen der Magenwand, oder durch direkte Reizung der Drüsen Sekretion bewirke. Neuere Angaben deuten dagegen auf Einflüsse der Vagi. Bei Hunden mit Magenfistel und durchschnittener Speiseröhre bewirkt Fressen (sog. „Scheinfütterung") sofort Magensaftabsonderung, obgleich Nichts in den Magen gelangt; nach Durchschneidung der Vagi bleibt diese Wirkung aus, dagegen nicht nach der der Splanchnici (Pawlow & Schumowa). Ferner ist vielfach auf Reizung der Vagi Sekretion beobachtet, und Durchschneidung derselben soll das Sekret abnorm machen (Contejean, Pawlow, Schneyer u. A.).

Von den Bestandtheilen des Magensaftes enthält die Schleimhaut die Fermente vorräthig, so dass sich durch Extraktion derselben mit Wasser oder Glycerin (v. Wittich) ein wirksamer künstlicher Magensaft bereiten lässt, wenn man dem Extrakte Säure hinzufügt: angesäuertes Wasser erleichtert die Extraktion. In Milch bewirkt die Magenschleimhaut ohne Weiteres Koagulation. Die freie Säure des Magensaftes entsteht erst durch den Absonderungsreiz.

Die Zellen der Magendrüsen ändern bei der Absonderung ihr Aussehen. Die Hauptzellen (und Pylorusdrüsenzellen) sind im Hungerzustand am grössten, verkleinern und trüben sich während der Absonderung mehr und mehr; umgekehrt sind die Belegzellen im Hungerzustand klein und schwellen während der Absonderung an (Heidenhain u. A.). Durch Isolirung der Pylorusportion lässt sich nachweisen, dass dieselbe einen nicht sauren, aber pepsinhaltigen Magensaft absondert. Da nun ausserdem Schichtschnitte der Fundusschleimhaut um so leichter mit Salzsäure einen wirksamen Magensaft liefern, je mehr Hauptzellen sie enthalten, und die Hauptzellen mit Salzsäure in der Wärme schnell zerfallen, so ist es höchst wahrscheinlich, dass die Hauptzellen das Pepsin liefern; so dass für die Belegzellen die Bildung der Säure anzunehmen ist (Heidenhain, Ebstein & Grützner, Klemensiewicz). Früher wurde den Belegzellen oder Labzellen die ganze Magensaftbildung, und den Pylorusdrüsen nur Schleimabsonderung zugeschrieben, eine Ansicht, welche noch Vertreter hat.

Die Quelle der Bestandtheile des Magensafts ist nicht bekannt; Zellprozesse spielen hier eine noch nicht aufgeklärte Rolle. Für die Salzsäure müssen die Chloride des Blutes als Quelle angesehen werden, nach deren Entziehung in der Nahrung die Säurebildung aufhört (Voit). Die Abscheidung der freien Säure aus alkalischem Material ist ein besonders räthselhafter Vorgang. Da zerriebene Magenschleimhaut freie Milchsäure entwickelt (Brücke), letztere aber Chloride zersetzen kann (Mulder, Maly), so ist ein möglicher Weg angedeutet. Wenn ferner im Blute (vermöge der freien Kohlensäure) saures Natriumphosphat vorhanden ist, so könnte aus ihm und den Chloriden etwas freie Salzsäure entstehen und diese sehr leicht diffundirende Substanz die Quelle der Magensäure sein (Maly). Frösche bilden nach Einführung von Nitraten ins Blut salpetersäurehaltigen Magensaft (Contejean). — Der Umstand, dass Salzsäure leichter als Wasser Pepsin extrahirt (s. oben), deutet darauf hin, dass das Pepsin nicht als solches in den Drüsen vorräthig ist, sondern eine pepsinogene Substanz (Ebstein & Grützner). — Die Behauptung, dass die Fähigkeit zur Magensaftbildung an die Zufuhr gewisser die Drüsen „ladender" Substanzen, z. B. Dextrin, gebunden sei (Schiff), wird vielfach bestritten.

Der abgesonderte Magensaft wird im Darme vermuthlich grossen-

theils wieder resorbirt. Man findet daher geringe Mengen von Pepsin in verschiedenen Körperflüssigkeiten, z. B. im Parenchymsaft der Muskeln, im Urin (Brücke). Die Säure des Magensaftes wird durch die alkalischen Darmsekrete neutralisirt. Wird dies verhindert (z. B. durch Ausfluss des Magensaftes aus Fisteln), so wird der Harn alkalisch (Maly). Ueber die secernirten Mengen existiren weder brauchbare Bestimmungen noch zuverlässige Schätzungen.

3. Die Galle.

Die Galle ist eine stark gefärbte, intensiv bittere, fadenziehende, zuweilen dickflüssige, **neutrale** Flüssigkeit von schwachem eigenthümlichen Geruch; spez. Gew. 101—1,04. Sie ist, wenn sie aus der Gallenblase entnommen wird, durch beigemischten Schleim aus deren Drüsen meist zähflüssiger und häufig alkalisch. Die Farbe ist grünlich gelb, grünlich braun, auch rein grün oder braun.

Mit Ausnahme des Mucins sind die Bestandtheile der eingedampften Galle in Alkohol löslich, die Lösung giebt, nach Entfärbung mit Thierkohle, mit Aether einen harzigen, sehr langsam krystallinisch werdenden Niederschlag, die **krystallisirte Galle** (Platner), welcher aus zwei in Wasser leicht löslichen, bitteren Salzen besteht und die Hauptmasse der festen Bestandtheile ausmacht.

1. Das *glykocholsaure* und *taurocholsaure Natron* (Strecker), die eben erwähnten Gallensalze (vgl. p. 28, 29), sind in verschiedenen Verhältnissen gemischt. Meist überwiegt das S-haltige taurocholsaure Salz; am stärksten ist der S-Gehalt bei Hund, Bär, Gans, Fischen, Schlangen, gering beim Rind, noch geringer bei Mensch und Schwein. Bei Gans, Schwein etc. sind besondere Cholalsäuren vorhanden (vgl. p. 19f.). Die Lösungen der gallensauren Salze verhalten sich gegen Fette ähnlich den Seifenlösungen.

2. Die *Gallenfarbstoffe* (p. 33) sind in der Galle nur in geringen Mengen enthalten, viel reichlicher in gewissen Gallensteinen, in welchen sie mit alkalischen Erden verbunden und erst nach Einwirkung von Salzsäure extrahirbar sind. Die braunen Gallen werden durch oxydirende Einwirkungen grün, anscheinend durch Oxydation von Bilirubin zu Biliverdin.

3. Das *Cholesterin* (Gren, 1788), ebenfalls in gewissen Gallensteinen reichlicher enthalten, ist in der Galle anscheinend durch die gallensauren Salze gelöst.

Von sonstigen Bestandtheilen enthält die Galle **Wasser**, **Salze**, **Gase** (besonders Kohlensäure), geringe Mengen von Lecithin (durch

seine Zersetzungsprodukte, Glycerinphosphorsäure und Cholin, nachweisbar), Harnstoff, Zucker, Fetten und Seifen, auch ein zuckerbildendes Ferment (J. Jacobson, v. Wittich): manche zufällig genossene Substanzen erscheinen in der Galle wieder.

Beispiele der quantitativen Zusammensetzung sind folgende:

In 1000 Theilen sind:	Mensch 1.	Mensch 2.	Mensch 3.	Hund
Wasser	860,0	822,7	908,8	?
Glykocholsaures Natron }	102,2	107,9	21,0	—
Taurocholsaures „ }			7,5	119,6
Mucin }	26,6	22,1	24,8	4,5
Farbstoffe }			?	?
Cholesterin	1,6	47,3	2,5	4,5
Fette und Seifen }	3,2		13,4	60.0
Lecithin }				26,9
Salze	6,5	10,8	?	2.0
Autor	Frerichs	v. Gorup-Bes.	Trifanowski	Hoppe-Seyler

Ueber die Wirkungen der Galle s. Kap. IV.

Absonderung der Galle.

Die Galle fliesst aus dem Ductus hepaticus, dem Ausführungsgang der Leber. Die Zweige desselben, die Gallenkanäle, verlaufen mit den ebenfalls in den Hilus eintretenden, blutzuführenden Gefässen (Leberarterie und Pfortader) interlobulär, und endigen in einem mit Epithel ausgekleideten, die Acini umspinnenden Netzwerk. Durch Injektion der Gallenkanäle füllt sich aber noch ein feineres Netz von im Acinus selbst liegenden Kanälen (Gallenkapillaren), deren Einmündung in die interlobulären Gallengänge noch dunkel ist. Die Wand dieser Kapillaren wird von den blassen polyedrischen Leberzellen gebildet, welche den ganzen Acinus, so weit die Blutkapillaren Raum lassen, erfüllen. Die letzteren bilden ein dichtes, radialmaschiges Netzwerk, welches das Blut aus den interlobulären Gefässen, also von der Peripherie des Acinus, nach dem im Centrum desselben als Vena intralobularis entspringenden Lebervenenzweige führt.

Die Bildung der Galle geschieht beständig. Ihre wesentlichen Bestandtheile entstehen erst in der Leber; das normale Blut, auch das der Leber zuströmende, enthält weder für gewöhnlich, noch nach Unterbindung oder Exstirpation der Leber (bei Vögeln) Gallenbestandtheile. Nur bei behindertem Abfluss der Galle aus der Leber wird das Blut gallehaltig, die Gewebe färben sich gelb (Gelbsucht, Ikterus), und der grünlichbraune Harn, durch welchen die

aus der Leber resorbirte Galle zur Ausscheidung kommt, enthält Gallenfarbstoffe und Gallensäuren,

Säugethiere sterben nach Exstirpation der Leber weit schneller als Vögel, weil bei letzteren das Blut der Abdominalorgane nach Unterbindung der Pfortader noch Abfluss findet (durch die Kommunikation einer Mesenterialvene mit der sog. Nierenpfortader). Beweisende Versuche in der angegebenen Richtung konnten daher nur an Vögeln gemacht werden (Naunyn & Minkowski). Neuerdings ermöglicht man bei Säugethieren die Ausschaltung der Leber dadurch, dass man operativ eine Kommunikation zwischen Pfortader und Cava inf. herstellt (Eck'sche Fistel).

Schon bei mässigem Druck in den verschlossenen Gallenwegen tritt die Resorption der Galle ein (beim Meerschweinchen etwa 200 mm Galle, Friedländer & Barisch). Auch andre unter solchem Druck in die Gallenwege gebrachte gefärbte Substanzen, z. B. indigschwefelsaures Natron, werden resorbirt und färben Gewebe und Harn. Die Acini färben sich dabei nicht und die gleich darauf secernirte Galle ist ebenfalls ungefärbt; die Resorption in der Leber geschieht also nicht in den Acinis, sondern in den gröberen Gallenwegen, und zwar durch Vermittlung der Lymphgefässe (Heidenhain). Die resorbirte Galle gelangt aus der Leber zunächst in deren Lymphgefässe und in den Ductus thoracicus (Ludwig & Fleischl).

Von welcher der beiden in die Leber gelangenden Blutarten das Material zur Gallenbereitung vorzugsweise geliefert wird, ist ungewiss: nach den Einen (Oré, Frerichs u. A.) hebt die Unterbindung oder Obliteration der Leberarterie die Gallensekretion auf, nicht aber die der Pfortader; andere Untersuchungen (Schiff) gaben ein entgegengesetztes Resultat. Nach einer anderen Angabe (Cohnheim & Litten) versorgt die Leberarterie als ernährendes Gefäss nur Gallengänge und Bindegewebe mit Kapillaren, die dann in die Vv. interlobulares einmünden; nur die Pfortader versorgt direkt die Acini, ist also wohl das funktionelle Gefäss. Aber es steht nicht einmal fest, ob überhaupt die Acini und Leberzellen als Sitz der Gallenbildung anzusehen sind, da die Leber noch beträchtliche andere Funktionen hat (s. d. folgende Kap.), und in den Leberzellen sich keine Gallenstoffe nachweisen lassen. Zwar verändert sich das Aussehen der Zellen wesentlich in der Verdauung (Heidenhain & Kaiser), was aber nichts für Zusammenhang mit der Gallenbildung beweist. Manche verlegen letztere in die Zellen der Gallenkanäle.

Die Gallenbildung ist wie die meisten Sekretionen eine Zellfunktion, anscheinend mit Oxydation verknüpft, denn das Lebervenenblut ist beträchtlich wärmer als das zufliessende (Bernard), was freilich auch mit anderen Leberfunktionen zusammenhängen könnte; auch ist die Galle sehr reich an Kohlensäure (Pflüger). Die Wasserabscheidung ist keine Filtration, da der Druck in den Gallenwegen (s. oben)

bei fortbestehender Sekretion höher steigen kann als der Pfortaderdruck. Vollends muss der Druck in den Leberkapillaren ungewöhnlich niedrig sein, da das Pfortaderblut schon ein Kapillargebiet passirt hat. Bemerkenswerth ist, dass hoher Druck in der Leberarterie den Pfortaderkreislauf stören kann (Gad, Cavazzani). Der chemische Ursprung der spezifischen Gallenbestandtheile lässt sich nur für den Farbstoff angeben, welcher sicher vom Blutfarbstoff stammt. Der Ursprung der Cholalsäure ist vollkommen unbekannt (Cholesterin der Blutkörperchen?). Die meisten Angaben über Unterschiede des Pfortader- und Lebervenenblutes haben sich nicht bestätigt, und könnten, wegen der anderen Funktionen der Leber, gar nicht einmal zur Ermittelung der chemischen Quellen der Galle verwerthet werden.

Die Bildung des Gallenfarbstoffes aus Blutfarbstoff wird bewiesen: 1. durch die Identität (Virchow, Valentin, Jaffe), oder wenigstens grosse Aehnlichkeit (Städeler & Holm) des Bilirubins mit Hämatoidin und durch seine Isomerie mit Hämatoporphyrin (p. 51), 2. durch das Auftreten von Gallenfarbstoff im Harn, sobald freier Blutfarbstoff im Blute ist, z. B. nach Injektion von Wasser (M. Herrmann), gallensauren Salzen (Kühne, vgl. p. 45), oder Hämoglobinlösungen (Tarchanoff) in die Gefässe. Bei diesen Versuchen gehen die Thiere leicht durch Blutgerinnung zu Grunde, der Harn wird anfangs hämoglobinhaltig, der grössere Theil des gebildeten Bilirubins geht in die Galle über (Schiff, Tarchanoff). Die Beweiskraft dieser Versuche für eine Bilirubinbildung im Blute aus Hämoglobin wird vielfach angezweifelt. Fremde Gallenfarbstoffe, in das Blut eines Thieres gebracht, erscheinen in dessen Galle wieder (Wertheimer).

Die Menge der gebildeten Galle kann nur durch Fisteln gemessen werden, und auch hier nicht genau, weil der Abfluss der Galle nach Aussen statt in den Darm die Absonderung vermindert (vielleicht weil ein Theil der Galle im Darm resorbirt und in der Leber wieder ausgeschieden wird, Schiff). Die Absonderung ist von der Nahrung in hohem Grade abhängig, wird gesteigert durch Wassertrinken (wobei die Galle wasserreicher ist), ferner durch Fleischkost, weniger durch Vegetabilien, gar nicht durch Fettgenuss (letzteres dagegen behauptet von Rosenberg); sehr verringert wird sie beim Hungern. Das Maximum der Sekretion fällt mehrere Stunden nach der Nahrungsaufnahme, um so später, je reichlicher die Mahlzeit war (Béchamp).

Nervöse Einflüsse auf die Gallenbildung sind noch wenig bekannt; Reizung des Rückenmarks oder des Splanchnicus vermindert die Sekretion (Heidenhain, J. Munk), was auf vasomotorischem Wege erklärbar ist, zumal auch andere Veränderungen des Blutdrucks in der Leber entsprechende Aenderungen der Gallenmenge nach sich ziehen (Heidenhain). Eigentliche sekretorische Nerven sind also nicht nachgewiesen.

Die absoluten Gallenmengen ergeben sich aus folgender Zusammenstellung (nach HEIDENHAIN):

1 Kilo Thier liefert in 24 Stunden in Gramm:

	Katze.	Hund.	Schaf.	Kaninchen.	Meerschweinchen.	Mensch.
Flüssige Galle	14,5	20,0	25,4	136,8	175,8	8,83—20,11
Trockn. Rückstd.	0,8	1,0	1.3	2,5	2,2	0,25— 0,8

Die 24stündige Menge für den Menschen wurde in einzelnen Fällen direkt zu 450 bis 600 g gefunden. Die Pflanzenfresser bilden relativ mehr Galle als die Fleischfresser, kleine Thiere mehr als grosse.

Die Entfernung der gebildeten Galle aus der Leber geschieht vermuthlich durch das mechanische Nachrücken des Sekrets, unterstützt durch die Kompression der Leber bei der Inspiration; die aus Fisteln ausfliessenden Gallenmengen vermindern sich daher bei der verlangsamten Respiration nach Vagusdurchschneidung; die Entleerung der Gallenblase aber und der grossen Gallengänge geschieht wahrscheinlich durch eine gleichzeitig mit den Darmbewegungen eintretende Kontraktion ihrer glatten Muskelfasern (HEIDENHAIN); dieselbe tritt auch reflektorisch auf Reizung der Magenschleimhaut ein (DOYON). Der Ductus choledochus hat einen Sphinkter (ODDI). Ueber das Schicksal der Galle im Darm s. unter Verdauung.

Rückenmarkreizung bewirkt Kontraktion der Gallenblase und wirkt daher anfangs gallenaustreibend; bald aber tritt durch vasomotorische Abnahme der Sekretion (s. oben) Verminderung des Ausflusses ein; beide Nervengattungen verlaufen im Splanchnicus (J. MUNK, DOYON). Auch nach Durchschneidung der äusseren Nerven zeigen die Gallenwege spontane Peristaltik (DOYON). Der Sphinkter choledochi wird vom 1. Lendennerven innervirt (ODDI).

4. Der Bauchspeichel oder Pankreassaft.

Aus frisch angelegten Fisteln des WIRSUNG'schen Ganges erhält man eine klare, zähe, alkalische, fäulnissfähige Flüssigkeit, vom spez. Gew. 1,03, welche beim Kochen vollkommen fest wird. Wird die Fistel unterhalten, so wird das Sekret dünnflüssiger (spez. Gew. 1,01) und eiweissärmer, anscheinend wegen Veränderung der Drüse.

Die Bestandtheile des Bauchspeichels sind: 1. Eiweiss, 2. eine Anzahl Fermente, 3. Salze, besonders Natronsalze, 4. Wasser. Spurweise kommen auch Produkte der Selbstverdauung des Saftes, besonders Leucin, vor.

Die Fermente des Bauchspeichels und deren Wirkungen können, da die ersteren aus der Drüse selbst sich extrahiren lassen (s. unten), auch durch Digestion der Objekte mit der zerkleinerten Drüsensubstanz

und Wasser, am besten unter Zusatz von Alkali (Soda), bei Körpertemperatur untersucht werden. Das Nähere ist bei der Verdauung angegeben.

1000 Theile Bauchspeichel vom Hunde enthalten (Bidder & Schmidt):

	aus frischer Fistel:	aus bestehender Fistel:
Wasser	900,8	976,8—984,6
Feste Bestandtheile	99,2	23,2— 15,4
organische . .	90,4	16,4— 9,2
unorganische . .	8,8	6,8— 6,1

Absonderung des Bauchspeichels.

Das Pankreas sondert bei Pflanzenfressern beständig, bei Fleischfressern nur während der Verdauung ab (Heidenhain). Die Fermente sind stets in der Drüse vorräthig, das Trypsin (s. Verdauung) jedoch nur in einer Vorstufe, einem sog. Zymogen, welches durch Spaltung Trypsin liefert (Heidenhain): diese Spaltung wird bewirkt durch Liegen der Drüse an der Luft, Einwirkung von Sauerstoff, sehr verdünnten Alkalien, Säuren, Platinmoor, Alkohol etc. Während der Sekretion verändern sich die Zellen der Drüsenschläuche unter Anschwellung der letzteren bedeutend (Heidenhain, Kühne & Lea). Die dem Lumen zugewandte distale körnige Zone (mit Karmin sich nicht färbend) wird verbraucht, die streifige Aussenzone (färbbar) wandelt sich distal in körnige Substanz um, während sie basal neue Substanz ansetzt. Die Sekretion ist mit Gefässerweiterung verbunden (Bernard).

Als hauptsächlichster sekretorischer Nerv des Pankreas ist der Vagus zu betrachten, dessen Reizung dickflüssiges Sekret liefert (Pawlow). Auch Reizung des Kopfmarkes steigert den Ausfluss (Landau). Reizung des centralen Vagusendes bringt die Sekretion zum Stillstand (N. O. Bernstein); derselbe Stillstand erfolgt beim Erbrechen (Weinmann, Bernard). Der Umstand, dass Magen- und Pankreassekretion meist Hand in Hand gehen (Bidder & Schmidt), deutet auf nervöse Verbindungen, und ist ausserdem wegen der entgegengesetzten Reaktion beider bemerkenswerth. — Der Gehalt an festen Bestandtheilen ist der Sekretionsgeschwindigkeit umgekehrt proportional (Weinmann), der Gehalt an Salzen aber ziemlich konstant und gleich dem des Blutserums (N. O. Bernstein). — Die Sekretionsmenge ist für den Menschen und die meisten Thiere unbekannt, da permanente Fisteln kein normales Sekret geben (s. oben). — Ueber Folgen der Exstirpation des Pankreas s. Kap. IV. unter Diabetes.

5. Der Darmsaft.

Darmsaft oder Darmschleim heisst das Sekret der Darmschleimhaut. Dieselbe besitzt zwei Drüsenarten: die acinösen Brunner'schen im Duodenum und die einfach tubulösen Lieberkühn'schen im ganzen Darm. Früher gewann man nur unreinen Darmsaft durch Darmfisteln bei Entziehung der Nahrung, durch Einlegen von Schwämmen, nach Abschluss der übrigen Sekrete, die sich in den Darm ergiessen. Auch

behalf man sich mit Extrakten der abpräparirten Schleimhaut. In reinem Zustande lässt sich der Darmsaft nach folgender Methode gewinnen (Thiry): Einem Thiere wird ein Stück des Darms vom Reste abgetrennt, aber mit seinem Mesenterium in Verbindung gelassen; die beiden Enden des Restes werden mit einander vereinigt, so dass das Thier mit einem etwas verkürzten Darm am Leben bleibt. Das resezirte Stück wird am einen Ende verschlossen, das andere in die Bauchwunde eingenäht, durch welche es nun, ohne in seiner Ernährung und Absonderung gestört zu sein, sein Sekret entleert. Noch besser ist es, beide Enden des resezirten Stücks in die Bauchwunde münden zu lassen (Vella).

Der so gewonnene Saft ist dünnflüssig, hellgelb, stark alkalisch, eiweisshaltig, spez. Gew. 1,01. Ueber Bestandtheile und Wirkungen s. Kap. IV.

Der Darmsaft des Hundes enthält 97,6 pCt. Wasser, 0,8 pCt. Eiweiss, 0,7 pCt. andere organische Stoffe, 0,09 pCt. Asche (Thiry).

Noch viel unvollkommener sind die Angaben über das Sekret der Brunner-schen Drüsen; dieselben sind im Bau den Pylorusdrüsen sehr ähnlich und liefern ein stark schleimiges Sekret. Die Extrakte der Duodenalschleimhaut enthalten Pepsin (Grützner) und diastatisches Ferment (Middeldorpff, Krolow, Costa).

Absonderung des Darmsaftes.

Aus Thiry'schen Fisteln gewinnt man nur auf mechanische, elektrische oder chemische Reizung der Schleimhaut Sekret (13 bis 18 grm. auf 100 Qu.-cm pro Stunde). Die Sekretion scheint also sich wie die des Magens zu verhalten. Beim Schafe ist sie kontinuirlich (Pregl). Ein äusseren Nerveneinfluss ist bisher nicht bekannt. Abgebundene, noch ernährte Darmschlingen füllen sich mit Sekret, wenn ihre Nerven unterbunden sind (Moreau). Die Zellen der Darmdrüsen sind im Dünn- und Dickdarm wesentlich verschieden. Die ersteren sind einfache Protroplasmazellen, die letzteren enthalten daneben zahlreiche Becherzellen, welche nach reichlicher Sekretion verschwinden, und deshalb als ein Zustand der Mucinmetamorphose der gewöhnlichen Zellen betrachtet werden (Heidenhain). Wahrscheinlich ist das Darmepithel, welches ebenfalls an Becherzellen reich ist, neben seiner resorptiven Bedeutung (s. Kap. IV.), von ähnlicher sekretorischer Funktion wie die Drüsen, welche einfache Einstülpungen desselben darstellen.

In den oberen Darmabschnitten scheint die Sekretion geringer zu sein als weiter unten: zellige Bestandtheile (Epithelien und Leukocythen, zum Theil verändert) sind häufig beigemischt (Röhmann).

B. Der Harn.

Der menschlische Harn ist eine klare, in verschiedenen Nüancen gelbe, schwach *saure* Flüssigkeit von salzigbitterem Geschmack und aromatischem Geruch (spez. Gew. 1,005—1,030). Ein wenig Schleim aus den Schleimdrüsen der Ausführungsgänge, besonders der Blase, ist ihm beigemischt.

1. Die Zusammensetzung des Harns.

Die hauptsächlichsten Harnbestandtheile sind:

1. *Wasser*;
2. *unorganische Salze*, besonders des Natrium, Kalium, Calcium und Magnesium mit Salzsäure, Kohlensäure, Phosphorsäure (saure Phospate), Schwefelsäure;
3. *Gase*: hauptsächlich Kohlensäure, daneben viel Stickstoff;
4. *Harnstoff*; wird in der Leber gebildet
5. *Harnsäure*, in Form neutraler Alkalisalze;
6. *Hippursäure*, kann fehlen (s. unten);
7. *gepaarte Schwefelsäuren* (s. unten).

In kleineren Mengen finden sich:

8. *Kreatinin*;
9. *Xanthinbasen* (Xanthin, Sarkin etc.);
10. *Ammoniak*, frei und in Salzen, darunter *oxalursaures* Ammoniak (p. 27, Neubauer);
11. *Harnfarbstoffe*;
12. *Oxalsäure*, in Salzen.

Ausserdem sind neuerdings mehrere S-haltige, dem Eiweiss angeblich nahestehende Säuren aus menschlichem Harn gewonnen worden, nämlich *Oxyproteïnsäure* (Bondzyński & Gottlieb) und *Uroprotsäure* (Cloetta). Der Hundeharn enthält regelmässig *Kynurensäure* (p. 32).

Von den drei organischen Hauptbestandtheilen wiegt bei den *fleischfressenden Säugethieren* wie beim *Menschen* der Harnstoff bedeutend vor, daneben sehr wenig Harnsäure, beim Hunde Kynurensäure; keine, oder nur Spuren von Hippursäure; bei den *Pflanzenfressern* wenig Harnstoff, viel Hippursäure, keine Harnsäure; wandelt man gewaltsam die Nahrung um, so ändert sich dem entsprechend auch der Harn. Auch der menschliche Harn ändert mit der Nahrung seine Verhältnisse (s. unten); namentlich mehrt sich beim Genuss von Pflanzenkost die Hippursäure, schwindet dagegen bei blosser Fleischkost. Der breiige, gleich nach der Entleerung fest werdende Harn der *Vögel, Reptilien, Insekten* u. s. w. besteht da-

gegen überwiegend aus Harnsäure oder harnsauren Salzen, der Vogelharn enthält daneben auch Harnstoff, Ammoniak, Kreatin, Eiweiss etc. (Meissner).

Als inkonstante, spurweise vorkommende, oder zweifelhafte Bestandtheile sind noch anzuführen: Alloxan, Allantoin (besonders reichlich nach Fütterung mit nukleinreichen Geweben, wie Thymus), Taurin, Paraxanthin, Amidopropionsäureamid (Baumstark, vgl. p. 28), Rhodankalium (Külz, Gscheidlen, vom Speichel herstammend), Traubenzucker (Brücke, von Vielen bestritten), thierisches Gummi, Aceton, Paramilchsäure, Bernsteinsäure (Meissner), Dioxyphenylessigsäure (auch Homogentisinsäure genannt), Salpetersäure (Weyl), unterschweflige Säure (bei Fleischfressern, Schmiedeberg), Spuren von Albumin, sämmtliche Verdauungsfermente, bes. Pepsin und Trypsin, pathologisch ferner Cystin, Mucin und Tyrosin. Ueber zufällige Bestandtheile s. unten.

Die quantitative Zusammensetzung des menschlichen Harns in Bezug auf einige Hauptbestandtheile ergiebt sich aus folgenden Mittelzahlen (J. Vogel):

24stündige Menge 1500 g; spez. Gew. 1,020.

	in 24 Stunden g	in 1000 Theilen
Wasser	1440	960
Feste Bestandtheile . .	60	40
Harnstoff	35	23.3
Harnsäure	0,75	0.5
Chlornatrium	16.5	11.0
Phosphorsäure	3,5	2.3
Erdphosphate	1.1	0.8
Schwefelsäure	2.0	1.3
Ammoniak	0,65	0,4
Säuregrad als Oxalsäure ausgedrückt*) . . .	3,0	2.0

Die Farbe des Harns variirt mit seiner Koncentration, sie ist am dunkelsten in dem koncentrirten Morgenharn (urina sanguinis), am hellsten in dem nach reichlichem Getränk gelassenen (urina potus).

Die saure Reaktion rührt meist von dem Gehalt an saurem phosphorsaurem Natron her (Liebig); zuweilen ist der normale Harn alkalisch, nämlich nach dem Genuss von kaustischen, kohlensauren oder pflanzensauren Alkalien (p. 163). Beim Stehen des Harnes tritt, um so schneller je höher die Temperatur, eine Fäulniss, die sog. alkalische Gährung ein, bei welcher hauptsächlich der Harnstoff sich in kohlensaures Ammoniak verwandelt und letzteres alkalische Reaktion und üblen Geruch verursacht; zugleich entwickeln sich zahl-

*) Weil die zur acidimetrischen und alkalimetrischen Titrirung dienenden Flüssigkeiten von einer Oxalsäurelösung ausgehen.

reiche Organismen, unter welchen wahrscheinlich auch das Fäulnissferment sich befindet.

Vor der alkalischen Gährung scheidet der Harn Harnsäure und saure Urate ab, jedoch nicht, wie früher angenommen wurde, durch eine Säurebildung (saure Gährung), sondern durch Umsetzung neutraler Urate mit sauren Phosphaten zu saurem Urat und neutralem Phosphat. Die saure Reaktion nimmt nicht zu, sondern von Anfang an durch Harnstoffzersetzung ab (F. Hofmann, Röhmann).

Die Harne der Pflanzenfresser sind meist von Anfang an alkalisch, theils klar (Kuhharn), theils durch Kalksalze trüb (Pferdeharn). Bei der alkalischen Gährung trübt sich auch der menschliche Harn, theils durch die Organismen, theils durch Sedimente von harnsaurem Ammoniak, phosphorsaurer Ammoniak-Magnesia etc.

Zufällige Harnbestandtheile.

Der Harn kann zahlreiche andere Substanzen enthalten durch Stoffe, welche mit der Nahrung oder als Arznei etc. in den Körper eingeführt sind und denselben durch den Harn verlassen.

Ein Theil dieser Substanzen geht unverändert in den Harn über, andere mehr oder weniger verändert, oder in Verbindung mit Produkten des Organismus. Die Untersuchung dieser Veränderungen ist von Wichtigkeit, sowohl weil sie den Stoffwechsel genauer kennen lehrt, als auch, weil sie über den Ursprung gewisser normaler Harnbestandtheile Aufschluss giebt. Der letztere Umstand rechtfertigt es, dass die bezüglichen Thatsachen beim Harn angeführt werden.

1. Unverändert gehen in den Harn über: Wasser, viele Salze, viele Alkaloide, Alkohol (nur zu einem kleinen Theil), manche Farbstoffe.

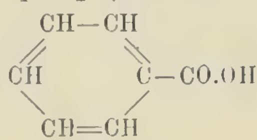
2. Nur wenig verändert gehen über: Gerbsäure (hydrolytisch gespalten als Gallussäure: $C_{14}H_{10}O_9 + H_2O = 2\,C_7H_6O_5$), Terpenthinöle, manche Farbstoffe.

Nach Genuss oder Einathmung von Terpenthinöl riecht der Harn nach Veilchen (deren ätherisches Oel zu den Terpenthinölen gehört). Der unangenehme Geruch des Harns nach Spargelgenuss rührt von Methylmerkaptan her (Nencki).

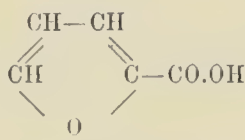
3. In höher oxydirtem Zustande gehen in den Harn über: manche Oxydule als Oxyde; manche organische Säuren, wenn sie mit Alkalien verbunden sind, als Alkalikarbonat (wodurch der Harn alkalisch wird), z. B. Milchsäure, Bernsteinsäure, Weinsäure, Citronensäure, Aepfelsäure (Wöhler); Benzol als Phenol (Naunyn & Schultzen), zum Theil auch als Brenzkatechin und Hydrochinon (Nencki & Giacosa); Hypoxanthin bei Vögeln als Harnsäure (v. Mach); Harnsäure zum Theil als Allantoin (Salkowski). Substanzen, welche vollständig oxydirt werden, also in CO_2 und H_2O übergehen, liefern keinen besonderen Harnbestandtheil.

4. Viele Substanzen **verbinden** sich bei ihrem Durchgang durch den Organismus mit **Stoffwechselprodukten** desselben, namentlich mit Säuren (Amidosäuren), und gehen so in den Harn über. Der merkwürdigste und zuerst entdeckte Vorgang dieser Art ist die **Paarung eingegebener Benzoësäure mit Glykokoll zu Hippursäure** (Wöhler 1824). Ausser mit Glykokoll kommen Paarungen vor mit Cystin, Schwefelsäure, Cyansäure oder Karbaminsäure etc.

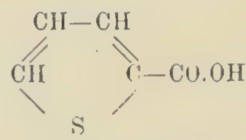
Paarungen mit Glykokoll. Hippursäure entsteht ausser durch Genuss von Benzoësäure auch durch solchen von Benzaldehyd C_7H_6O (Bittermandelöl)*), Phenylpropionsäure, Zimmtsäure (Phenylakrylsäure $C_9H_8O_2$), Chinasäure (gesättigte Tetraoxybenzoësäure $C_7H_{12}O_6$); ferner (Nencki & Giacosa) Aethyl- und Propylbenzol ($C_6H_5.C_2H_5$ und $C_6H_5.C_3H_7$); bei ersterem entsteht zunächst Acetophenon ($C_6H_5.CO.CH_3$). In allen diesen Fällen oxydirt sich die Seitenkette, falls sie nicht schon Karboxyl ist, bis zu Karboxyl, so dass zunächst Benzoësäure entsteht, an welche sich Glykokoll anlegt. Substituirte Benzoësäuren, z. B. Chlorbenzoësäure, Nitrobenzoësäure, Salicylsäure (Ortho-Oxybenzoësäure), Anissäure (Methylparaoxybenzoësäure), bilden die entsprechend substituirten Hippursäuren (Chlorhippursäure, Salicylursäure, Anisursäure), ebenso die analoge Naphthalinkarbonsäure. Phenylessigsäure paart sich wie Phenylameisensäure mit Glykokoll (zu Phenacetursäure, Salkowski). Aromatische Säuren mit zwei Karboxylen am Benzol, z. B. Phthalsäure (Benzol-Orthodiameisensäure $C_6H_4(CO.OH)_2$), legen an beide Karboxyle Glykokoll an (Phthalursäure, neuerdings bestritten). Auch eine nicht aromatische, aber ebenfalls eine geschlossene Kette enthaltende Substanz, die Brenzschleimsäure $C_5H_4O_3$, paart sich im Organismus mit Glykokoll („Pyromykursäure" $C_7H_7NO_4 = C_5H_4O_3 + C_2H_5NO_2 - H_2O$), sobald sie, oder ihr Aldehyd, das Furfurol $C_5H_4O_2$, eingeführt wird (Jaffe & Cohn). Ebenso verhält sich die ganz analoge Thiophensäure $C_5H_4SO_2$ (Jaffe & Levy).



Benzoësäure.



Brenzschleimsäure.



Thiophensäure.

Die Hippursäure im Harn der Pflanzenfresser bildet sich höchst wahrscheinlich durch Genuss eines der Benzoësäure nahestehenden pflanzlichen Stoffes. Als solcher ist vielleicht die Kutikularsubstanz der Pflanzen zu betrachten, welche der Chinasäure in ihrer Zusammensetzung am nächsten zu stehen scheint (Meissner & Shepard): diejenigen Pflanzentheile, welche keine Kutikularsubstanz besitzen, z. B. die unterirdischen Pflanzentheile, enthülste Getreidekörner, geben keine Hippursäure. Gegen jene Annahme wird jedoch angeführt, dass mit verdünnter Schwefelsäure erschöpftes Heu keine Hippursäure liefert (Weiske). Uebrigens könnte auch aus Eiweisskörpern Hippursäure entstehen, da dieselben Benzolgruppen enthalten und bei der Eiweissfäulniss, welche im Darm der Pflanzenfresser sehr ausgiebig ist (Kap. IV.), Phenylpropionsäure (s. oben) auftritt. Tyrosin liefert jedoch keine Hippursäure (s. p. 165 f.).

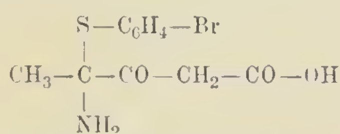
*) Beim Hunde geht ein Theil des eingegebenen Benzaldehyds statt in Hippursäure in Benzamid über, d. h. es findet eine Paarung der Benzoësäure mit blossem Ammoniak statt (R. Cohn).

Bei Vögeln paart sich dargereichte Benzoësäure nicht mit Glykokoll, sondern mit Ornithin (p. 29) zu Ornithursäure ($C_{19}H_{20}N_2O_4 = C_5H_{12}N_2O_2 + 2\,C_7H_6O_2 - 2\,H_2O$, Jaffe); ebenso paart sich hier Furfurol resp. Brenzschleimsäure mit Ornithin (Jaffe & Cohn).

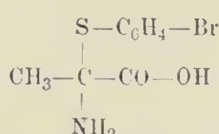
Paarungen mit Schwefelsäure. Im Pferdeharn findet sich reichlich Phenol (Städeler), wird jedoch erst durch Erhitzen mit Mineralsäuren, nicht mit Essigsäure, frei (Buliginski); es ist also als gepaarte Verbindung im Harn enthalten, und zwar als Phenolschwefelsäure, $C_6H_5O.SO_2.OH$ (Baumann). Auch dargereichtes, oder im Darm durch Fäulniss entstehendes Phenol (vgl. Kap. IV.) erscheint als Phenolschwefelsäure im Harn; diese findet sich daher besonders reichlich beim Pferde, dessen langer Darm die Fäulniss begünstigt (J. Munk), oder nach Unterbindung des Darms (Jaffe). Wie Phenol (und Benzol, vgl. oben), verhalten sich auch Brenzkatechin, Hydrochinon, Toluol, Kresol, Naphthalin, Indol und Skatol (Baumann mit Herter und Preusse, Jaffe; vom Skatol neuerdings bestritten, Mester). Die Indoxylschwefelsäure oder das Indikan $C_8H_6N.O.SO_2.OH$, welches beim Versetzen des Harns mit Chlorkalk und Salzsäure eine blaue Färbung liefert, ist ebenfalls bei Darmstauungen besonders reichlich (Jaffe). Ueberhaupt stammen die aromatischen Paarlinge der Schwefelsäure aus dem Darme.

Paarungen mit Glykuronsäure (p. 22) liefern Kampher (Wiedemann; Schmiedeberg & H. Meyer), Nitrotoluol (Jaffe), Chloral und Butylchloral (v. Mering & Musculus, Külz). Die gepaarten, rechtsdrehenden Säuren sind Kampher-Glykuronsäure ($C_{16}H_{24}O_8$), Urochloralsäure ($C_8H_{11}Cl_3O_7$) und Urobutylchloralsäure ($C_{10}H_{15}Cl_3O_7$). Die beiden letzteren geben bei hydrolytischer Spaltung den betr. 3fach gechlorten Alkohol und Glykuronsäure ($C_8H_{11}Cl_3O_7 + H_2O = C_2H_3Cl_3O + C_6H_{10}O_7$). Auch Indol paart sich zum Theil mit Glykuronsäure (Schmiedeberg).

Paarungen mit Merkaptursäure (dem Cystin verwandt) giebt Brombenzol, nach dessen Darreichung Bromphenylmerkaptursäure ($C_{11}H_{12}BrSNO_3$) im Harn erscheint (Baumann & Preusse, Jaffe). Dieselbe zerfällt in Essigsäure und Bromphenylcysteïn:



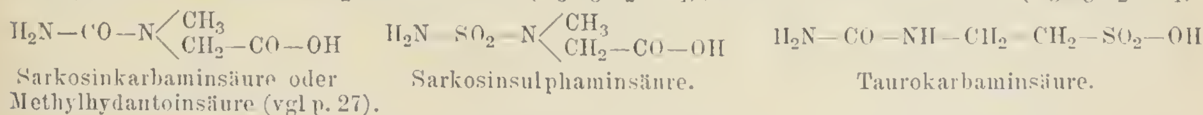
Bromphenylmerkaptursäure.



Bromphenylcysteïn (vgl. p. 29).

Durch Reduktion lässt sich aus den genannten Körpern Phenylmerkaptursäure, resp. Phenylcystin gewinnen.

Paarungen mit Karbaminsäure (p. 26) und Sulphaminsäure ($NH_2.SO_2.OH$) liefern Sarkosin (Schultzen, von Anderen bestritten) und Taurin (Salkowski): hierbei entstehen Sarkosinkarbaminsäure oder Methylhydantoinsäure ($C_4H_8N_2O_3$), Sarkosinsulphaminsäure ($C_3H_8N_2SO_4$), Taurokarbaminsäure ($C_3H_8N_2SO_4$).



Sarkosinkarbaminsäure oder Methylhydantoinsäure (vgl p. 27). Sarkosinsulphaminsäure. Taurokarbaminsäure.

Da die Karbaminsäure nicht mit Sicherheit im Organismus beobachtet ist, so kann man als das sich paarende Stoffwechselprodukt ebenso gut Isocyansäure (CO.NH) betrachten, die sich von ersterer nur durch H_2O unterscheidet, und welche wenigstens künstlich mit Sarkosin und Taurin Methylhydantoinsäure resp. Taurokarbaminsäure liefert (Baumann, Salkowski). Aehnlich verhält sich Tyrosin (Jaffe), welches bei

Einführung in den Organismus zum Theil als Tyrosinhydantoin oder Hydroparakumarsäure-Hydantoin ($C_{10}H_{10}N_2O_3$) im Harn erscheint (Blendermann); die Hauptmasse des Tyrosins scheint jedoch vollständig zerstört zu werden (R. Cohn). Die eben genannte Hydroparakumarsäure oder Paraoxyphenylpropionsäure ($HO.C_6H_4.CH_2.CH_2.CO.OH$), ein Fäulnissprodukt des Eiweiss und Tyrosin (Baumann), sowie die entsprechende Essigsäure, sind auch im Harn enthalten, und paaren sich zum Theil nach Oxydation der Seitenkette (s. oben) mit Glykokoll (Paraoxyhippursäure, Schotten, Salkowski).

Andere eingeführte Amidosäuren und Amide erscheinen grösstentheils als Harnstoff im Harn, so Glykokoll, Leucin, Asparaginsäure, Asparagin, ebenso Ammoniak (Schultzen & Nencki, Hallervorden, v. Knieriem u. A.). Auch dies kann als Paarung mit Karbaminsäure oder Cyansäure aufgefasst werden: hierfür spricht, dass die Einführung jener Stoffe den eigenen Eiweissumsatz des Körpers steigert (Salkowski). Ebenso der Uebergang von Amidobenzoësäure ($H_2N.C_6H_4.CO.OH$) in Uramidobenzoësäure ($H_2N.CO.NH.C_6H_4.CO.OH$, Salkowski). Bei Fütterung mit kohlensaurem oder pflanzensaurem Ammoniak nimmt die Harnstoffausscheidung zu (Feder & E. Voit): in Blut, welches mit kohlensaurem Ammoniak versetzt durch die Leber geleitet wird, bildet sich Harnstoff (v. Schröder).

Paarung mit Trioxyakrylsäure. Als solche ist anzuführen (vgl. p. 31), dass Vögel eingeführten Harnstoff als Harnsäure ausscheiden (Meyer & Jaffe).

Methylirungen und Acetylirungen sind bei einer Anzahl von Substanzen beobachtet (His jun., R. Cohn).

2. Die Absonderung des Harns.

Ursprung der Harnbestandtheile.

Der Harn wird in der Rindensubstanz der Niere, und zwar beständig, gebildet. Die Streitfrage, ob seine Bestandtheile im Blute präexistiren oder erst in der Niere aus anderen Blutbestandtheilen gebildet werden, ist, abgesehen von Wasser und Salzen, zunächst für den Harnstoff in ersterem Sinne entschieden. Das Blut enthält beständig Harnstoff, und bei Vögeln auch Harnsäure (bestritten von Garrod), und zwar in genügender Menge, um den Harnstoffgehalt des Harns zu liefern; ausserdem ist der Harnstoffgehalt im Nierenarterienblute grösser als im Venenblute (Picard, Gréhant), und vermehrt sich nach Unterbindung oder Exstirpation der Nieren (Prevost & Dumas, 1823, Meissner, Voit, Gréhant). Aehnliche Beobachtungen existiren für die Harnsäure, deren Anhäufung nach Nierenexstirpation bei Schlangen und Vögeln ohne weiteres sichtbar ist, da sie wegen ihrer Unlöslichkeit weisse Inkrustationen bildet (Meissner, Pawlinoff, v. Schröder). Dagegen wird die Hippursäure in der Niere selbst gebildet; sie fehlt meist im Blute (Meissner & Shepard), und die Niere vermag Benzoësäure und Glykokoll, wenn Sauerstoff zugegen ist, zu Hippursäure zu verbinden, mögen dieselben dem durchströmenden

Blute beigemischt sein oder mit Nierensubstanz digerirt werden (BUNGE & SCHMIEDEBERG, KOCHS). Auch der Harnfarbstoff wird anscheinend erst in der Niere gebildet (vermuthlich aus Blutfarbstoff). Abgesehen von der Hippursäurebildung, und vielleicht der Farbstoffbildung, hat also die Niere eine lediglich abscheidende Funktion. Die Entstehung der sauren Reaktion muss auf ähnlichen Prozessen beruhen wie beim Magensaft (p. 153).

Die Hippursäurebildung geschieht in den obigen Versuchen auch ohne Zusatz von Glykokoll, wenn auch langsamer. Bei manchen Thieren enthält das Blut nach Nierenexstirpation Hippursäure; es muss also auch andere, vikariirende Bildungsstätten für letztere geben.

Die Nierenexstirpation tödtet die Thiere rasch, unter den noch nicht genügend erklärten Erscheinungen der Urämie. Bei Hunden tritt Erbrechen und Durchfall auf, durch welche grosse Wassermengen, und zwar stark ammoniakhaltig, entleert werden (BERNARD & BARRESWIL); vermuthlich findet eine vikariirende Wasser- und Harnstoffausscheidung durch die Magen- und Darmschleimhaut statt, und eine Verwandlung des Harnstoffs in Ammoniumkarbonat; letzterem werden von Einigen die nervösen Erscheinungen der Urämie (Betäubung, Konvulsionen) zugeschrieben, während Andere den angehäuften Harnstoff, Andere die Wasserretention beschuldigen.

Die Erscheinungen der Harnretention treten auch dann ein, wenn der schon gebildete Harn durch Verschluss der Abflusswege an der Ausscheidung gehindert wird. Namentlich wird bei Vögeln die Harnsäureretention durch Inkrustationen sichtbar (s. oben), wenn die Harnleiter, die Harnröhre oder die Kloake unterbunden werden (GALVANI, ZALESKI). Harnstofffütterung soll urämische Erscheinungen bewirken, wenn die Ausscheidung durch Wassermangel erschwert wird (VOIT).

Der Ursprung der im Blute enthaltenen Harnbestandtheile, namentlich des Harnstoffs und der Harnsäure, wird in der Leber vermuthet. Hierfür spricht namentlich, dass die Leber Ammoniak in Harnstoff zu verwandeln vermag (p. 166), ferner dass Vögel nach Exstirpation der Leber (p. 156) statt der Harnsäure nur noch Ammoniak und Fleischmilchsäure ausscheiden, und zugeführten Harnstoff nicht mehr in Harnsäure verwandeln (MINKOWSKI).

Die Harnsäurebildung aus Hypoxanthin bei Vögeln (p. 163) findet jedoch auch nach der Entleberung statt (v. MACH). Nach GARROD wird die Harnsäure erst in der Niere aus Harnstoff gebildet. Beim Menschen ist die Harnsäurebildung auch in Fällen hochgradiger Lebercirrhose nicht vermindert, erfolgt also hier, wenn nicht durch die noch funktionirenden Leberreste, vielleicht in anderen Organen; manches deutet auf die Milz (HORBACZEWSKI). Die Harnsäurebildung scheint mit der Zersetzung von Nukleinsubstanzen in speciellerer Beziehung zu stehen.

Hunde, welchen nach Anlegung einer ECK'schen Fistel (p. 156) die Leber ex-

stirpirt ist, bilden noch immer Harnstoff, die Leber scheint hiernach nicht die einzige Bildungsstätte zu sein (Nencki & Pawlow).

Mechanismus und Menge der Absonderung.

Da das Wasser den Hauptbestandtheil des Harns bildet, und für das Volumen und die Erscheinung desselben massgebend ist, so ist die Art der Wasserabscheidung in der Niere die erste sich darbietende Frage. Nun zeigt sich die Harnmenge in erster Linie von der Cirkulation abhängig (Ludwig mit Goll, Max Herrmann u. A.; Eckhard, Traube). Jede pathologische oder experimentelle Verminderung des arteriellen Blutdrucks, allgemein oder in der Nierenarterie, vermindert dieselbe, z. B. Herzkrankheiten, Pulsverlangsamung, Rückenmarkdurchschneidung, Verengerung der Nierenarterie, mechanisch oder durch Splanchnicusreizung, während Steigerung sie vermehrt (Durchschneidung des Splanchnicus, Reizung des Rückenmarks); sinkt der Aortendruck unter 40—50 mm Hg, so hört die Harnbildung auf. In zweiter Linie ist die Harnmenge vom Wassergehalt des Blutes abhängig, wird z. B. durch Trinken rasch gesteigert, durch reichliches Schwitzen vermindert. Ferner führt Steigerung der Harnstoffbildung im Körper auch zu gesteigerter Wasser-, d. h. Harnausscheidung. Endlich giebt es zahlreiche „harntreibende" Substanzen in Nahrungsmitteln (Bier, Kaffee), Arzneistoffen und Giften.

Die erstgenannten Einflüsse deuten auf ein filtratorisches Moment bei der Wasserausscheidung hin, für welches auch die Anatomie der Niere spricht. Die am Ende der gewundenen Harnkanälchen sitzenden Kapseln enthalten den arteriellen, und doch mit kapillardünnen Wänden begabten Gefässknäuel, dessen hoher Druck (da das Vas efferens sich noch einmal in Kapillaren auflöst) und grosse Oberfläche die Annahme einer Filtration in die Kapsel rechtfertigt (Ludwig).

Diese Ansicht wird jedoch angefochten, und zwar aus folgenden Gründen (Heidenhain): 1. Verengerung oder Verschliessung der Nierenvene steigert die Harnbildung nicht, sondern hebt sie auf, nachdem vorher spärlicher eiweisshaltiger Harn abgesondert war (H. Meyer, Frerichs; indess ist es möglich, dass die venöse Stauung die Harnkanälchen komprimirt und auch sonstige unberechenbare Störungen macht). 2. Vorübergehende Verschliessung der Nierenarterie zieht eine längere Unterbrechung der Harnbildung nach sich, nachdem die Cirkulation längst wiederhergestellt ist (Overbeck). 3. Die Harnvermehrung durch Trinken könnte nicht aus der Verdünnung, sondern höchstens aus der Volumvermehrung und Drucksteigerung des Blutes erklärt werden, und doch macht reichliches Getränk keine Blutdrucksteigerung (Pawlow), und andrerseits macht Injektion von Blut oder Serum in die Gefässe keine Harnvermehrung (Ponfick). Diese Bedenken haben Anlass gegeben, der Filtrations-

theorie eine andere entgegenzustellen, nach welcher die den Glomerulus bedeckenden Epithelzellen die Wasserabsonderung bewirken; diese Zellen würden durch Arterienverschluss funktionsunfähig werden (Heidenhain). Die Versuche über Sekretion künstlich durchströmter Nieren konnten bisher die Frage nicht entscheiden, obwohl hierbei Harn gebildet wird (Roy; J. Munk & Senator).

Sehr bemerkenswerth ist, dass die normale Niere das Serumeiweiss nicht in den Harn austreten lässt; auch in die Gefässe injicirtes Serumalbumin derselben Thierart geht nicht über, wohl aber Hühnereiweiss (Stokvis), und Serumeiweiss anderer Thierarten, ja sogar des anderen Geschlechtes (O. Weiss); ferner in's Plasma ausgetretenes Hämoglobin. Ausser durch Nierenerkrankungen wird der Harn auch durch Kompression der Brust eiweisshaltig (Schreiber), eine noch nicht genügend erklärte Erscheinung.

Die Abscheidung der gelösten Harnbestandtheile ist nachweisbar eine Funktion der gewundenen Harnkanälchen, deren Zellen diese Substanzen in spezifischer Weise aus dem Blute anziehen und an das Harnwasser abgeben (Bowman, Heidenhain). Schon die saure Reaktion des Harns bei Fleischfressern beweist, dass Zellprozesse im Spiel sein müssen, da das Blut alkalisch reagirt. Pathologische Entartung der Kanalzellen stört die Sekretion. Ferner sieht man bei Vögeln die harnsäurehaltigen Harnkugeln innerhalb der Zellen entstehen, durch deren Zerfall sie erst frei zu werden scheinen, ebenso bei Säugethieren nach Injektion von harnsaurem Natron (v. Wittich, Meissner); vor Allem aber sieht man nach Injektion gewisser Farbstoffe in die Gefässe nur die Epithelien der gewundenen Harnkanälchen von ihnen gefärbt, während die Kapseln und die graden Kanälchen frei bleiben; die Kapseln liefern nur die Flüssigkeit, welche diese Stoffe aus den Zellen auswäscht; werden die Kapseln durch Aetzung zerstört, so bleibt der Farbstoff in den gewundenen Kanälchen liegen; Aehnliches tritt ein, wenn durch Rückenmarkdurchschneidung (s. oben) die Filtration aus den Glomerulis abnimmt (Heidenhain).

Früher wurde auch die Abscheidung der festen Harnbestandtheile rein physikalisch erklärt; das Filtrat der Glomeruli musste diese Substanzen schon, wenn auch in grosser Verdünnung, enthalten, und sollte sich durch resorptiven Wasserverlust in den Harnkanälchen zu Harn koncentriren (Ludwig). — Die grosse Länge der gewundenen Harnkanälchen und der Henle'schen Schleifen vermehrt die secernirende Epithelfläche; die Zellen derselben zeichnen sich durch eine eigenthümliche radiale Streifung aus. Vermuthlich ist auch die Bildung der Hippursäure und des Harnfarbstoffs (p. 166 f.) diesen Zellen zuzuschreiben, möglicherweise auch die pathologische Eiweissausscheidung, welche Andere in die Glomeruli verlegen und aus abnorm hohem Filtrationsdruck erklären. Die künstlich mit Blut durchströmte Niere (s. oben) soll besonders auf Zusatz von Harnstoff zum Blut Harn absondern; hieraus würde folgen, dass Harnstoff die Nierenzellen zur Thätigkeit anregt (Abeles).

Die Mengen der festen Harnbestandtheile (s. p. 162 die Tabelle) hängen wesentlich von ihrer Quantität im Blute ab. Die hauptsächlichsten, namentlich Harnstoff, sind Endprodukte der Zersetzung stickstoffhaltiger Substanzen im Körper, und daher von Stoffumsatz und Nahrung in erster Linie abhängig, worüber Spezielleres bei der Lehre vom Gesammtstoffwechsel gesagt werden wird. Der Säuregrad des Harns ist sehr variabel. Während der Magenverdauung, namentlich wenn man die Resorption der Magensäure im freien Zustande hindert (durch Neutralisation mittels eingegebenen Calciumkarbonats), wird der Harn neutral und alkalisch (Maly); dasselbe tritt ein, wenn die Magensäure durch Erbrechen oder Auspumpen entleert wird (Stein, Quincke). Durch Muskelanstrengung nimmt nach einigen Autoren der Säuregrad des Harns zu. Die mittlere tägliche Säuremenge bleibt jedoch ziemlich konstant (Sticker & Hübner).

Einflüsse des Nervensystems.

Nerveneinflüsse auf die Nierensekretion sind unzweifelhaft vorhanden. Gemüthsbewegungen, Nervenleiden vermehren häufig die Harnmenge; die Wirkungen der Operationen am Rückenmark und Splanchnicus sind schon oben (p. 168) erwähnt; endlich bewirkt Verletzung einer bestimmten Stelle des Kopfmarks (s. unter Centralorgane) eine abnorm vermehrte Harnsekretion, in gewissen Fällen mit Zuckergehalt des Harns, Diabetes mellitus (Kap. IV.), in anderen ohne solchen, Diabetes insipidus, Polyurie (Bernard). Alle diese Einwirkungen können jedoch auf Gefässveränderungen zurückgeführt werden, zumal da in der Gegend der erwähnten Verletzung Gefässcentra, und speziell auch solche der Niere liegen, so dass die Wirkung auf Lähmung ihrer vasomotorischen, oder Reizung gefässerweiternder Fasern beziehbar ist. Eigentlich sekretorische Nerveneinflüsse sind bisher nicht erwiesen.

Die nach Trennung des Plexus renalis beobachtete Albuminurie (Krimer, Brachet, Müller & Peipers) ist noch nicht aufgeklärt.

Registrirung des Nierenvolums mit dem Onkographen (Cohnheim & Roy, vgl. p. 79) ergiebt kardiale und respiratorische Volumschwankungen, welche denjenigen der Arterien genau parallel gehen, ferner asphyktische Verkleinerung, entsprechend dem asphyktischen Gefässkrampf (p. 136). Da letztere auch nach Durchschneidung der Splanchnici eintritt, dagegen nach Durchschneidung aller in den Hilus eintretenden Nerven ausbleibt, so erhalten letztere auch aus anderen Bahnen ausser den Splanchnici Gefässnerven. Reizung des Splanchnicus macht Verkleinerung, Durchschneidung hat meist keine vergrössernde Wirkung; ein Tonus der im Splanchnicus verlaufenden Nervenfasern ist also nicht nachweisbar. Die Wirkungen der Splanchnicusreizung werden übrigens durch die gleichzeitige Veränderung des allgemeinen Blutdrucks komplizirt (Bradford). Die Gefässnerven der Niere stammen aus den

unteren Dorsalnerven (hauptsächlich 11. bis 13.) und den oberen Lumbarnerven; sie enthalten auch erweiternde Fasern, denn geringe Reizfrequenz (p. 102) macht Volumvergrösserung (Bradford). Der Vagus hat keine vasomotorische Einwirkung.

Der Widerstand der Gefässbahn in der Hundeniere ist gleich demjenigen einer 35 Meter langen Nierenarterie (vgl. p. 86): durch harntreibende Mittel wird er um ein Drittel herabgesetzt (Hürthle nach Versuchen von Tigerstedt).

Kälte (25° Körpertemperatur beim Kaninchen) unterdrückt die Harnsekretion (Knoll).

3. Die Herausbeförderung des Harns.

Der sezernirte Harn gelangt aus den gewundenen Harnkanälchen in ihre Fortsetzung, die geraden, welche, nach mehrfachen gabeligen Vereinigungen, an der Oberfläche der Nierenpapillen in die Nierenkelche und das Nierenbecken münden. Alle diese Theile sind stets mit Harn gefüllt; ein Rücktritt aus dem Becken in die Kanälchen ist unmöglich, weil jeder erhöhte Druck in jenem die Mündungen dieser zusammendrückt. Aus den beiden Nierenbecken gelangt der Urin durch die beiden Ureteren in das Reservoir, die Harnblase, und zwar durch periodische wellenförmig ablaufende Kontraktionen der ersteren.

Die Ureterwellen haben beim Kaninchen eine Geschwindigkeit von 20—30 mm in der Sekunde. Jede Reizung der Ureter bewirkt eine nach beiden Seiten ablaufende Kontraktionswelle; dies geschieht auch in gänzlich ganglienlosen Ureterstücken, die Welle scheint also blos durch Muskelleitung sich fortzupflanzen. Die spontanen Wellen laufen auch nach Durchschneidung der äusseren Nerven ab, und können auch nicht von einer direkten Reizung der Wand durch den in den Ureter eintretenden Harn abgeleitet werden, denn sie bestehen noch nach Aufhebung der Harnsekretion (Engelmann). Erhöhter Druck im Ureter vermehrt die Frequenz der Wellen (Sokoloff & Luchsinger). Auch am Menschen ist bei Rectovaginalfistel (Zamschin), Blasenvorfall (Fedorow) und bei Operationen (Greig Smith) die Ureterbewegung direkt beobachtet. Aus dem etwas längeren rechten Ureter kommen die Wellen etwas weniger frequent in der Blase an, als aus dem linken, liefern aber etwas mehr Harn, vielleicht weil die rechte Niere grösser ist (Fedorow). Der Einfluss des Nervensystems, der Erstickung u. dgl. soll ähnlich sein wie bei Blase und Darm (Protopopow).

Die Harnblase, welche in leerem Zustande von vorn nach hinten abgeplattet ist, wird durch den sich ansammelnden Harn entfaltet und ausgedehnt, wobei der Scheitel über die Symphyse emporsteigt; sie fasst 1,5—1,8 Liter. Der Rücktritt des Harns in die Ureteren ist durch deren eigenthümliche Einmündungsweise verhindert (schiefe Durchbohrung der Blasenwand, so dass ein Druck von innen den Kanal verschliesst). Die Entleerung in die Harnröhre wird durch einen permanent kontrahirten Schliessmuskel (Sphinkter vesicae), auch wohl durch

die Elastizität der Prostata beim Manne, und bei Harndrang auch durch willkürliche Kontraktionen der Harnröhrenkompressoren (Budge) verhindert. Der Tonus des Blasensphinkter wird dadurch bewiesen, dass im Leben die Blase einen höheren Harndruck aushält, ohne sich zu entleeren, als nach dem Tode (Heidenhain & Colberg u. A.). Die nähere Ursache des Harndrangs muss in der Erregung sensibler Nerven durch die Spannung der Blasenwand gesucht werden, welche durch aktive Kontraktion derselben gesteigert wird. Dem Harndrang soll stets Kontraktion vorangehen (Guyon). Die Ansicht, dass der Harndrang vom Eindringen einer Harnportion in die Harnröhre herrühre, wird dadurch widerlegt, dass er auch bei Füllung der Blase mit Wasser mittels eines Katheters, und zwar bei bestimmtem Druck (etwa 18—20 cm Wasser) auftritt (Mosso & Pellacani); ist das Wasser kalt, so dass der Tonus der Blase stärker wird (s. unten), so stellt sich dieser Druck schon bei geringerer Füllung her. (Jedoch kommt pathologisch auch Harndrang durch Reizung der Harnröhre vor.) Der gewöhnliche Blasendruck beträgt in der Rückenlage 13—15 cm Wasser und wird im Stehen höher (Schatz, Dubois).

Verbindet man die Blase durch einen Katheter mit einer plethysmographischen Vorrichtung (Mosso & Pellacani), so zeigen sich sowohl passive als aktive Volumschwankungen; erstere entsprechen den respiratorischen Schwankungen des Abdominaldrucks (Schatz u. A.); letztere bestehen in langsamen Kontraktionen durch reflektorische, psychische (Schreck) und selbst willkürliche Einflüsse. An Thieren zeigt die Blase im warmen Kochsalzbade rhythmische undulatorische Bewegungen (Meisels). Der Tonus der Blase wechselt also sehr; im Schlafe ist er herabgesetzt, Kälte steigert ihn; im Allgemeinen geht er dem Gefässtonus parallel, steigt z. B. durch Erstickung, ebenso auch durch blosse lokale Dyspnoe (Aortenkompression etc.).

Die Blasenentleerung wird willkürlich zugelassen, ist aber ein reflektorischer Akt, bestehend in Nachlass (oder nur Ueberwindung, Mosso & Pellacani) des Sphinktertonus und Kontraktion der glattmuskeligen Blasenwand (Detrusor urinae); die Bauchpresse kann beschleunigend mitwirken, ist aber für gewöhnlich unthätig. Thiere können bei weit geöffnetem Abdomen die Blase entleeren (Mosso & Pellacani). Die longitudinalen Detrusorfasern scheinen ausserdem am Sphinkter radial zu ziehen und so die Blase zu öffnen (Kohlrausch). Am Schlusse wird die Harnröhre selbst durch einige Kontraktionen des Bulbocavernosus entleert.

Das reflektorische Centralorgan für den Blasenschluss und die Blasenentleerung liegt im Lendenmark (s. Kap. XI.). Ist dasselbe durch Durchschneidung des Dorsalmarks sich selbst überlassen, so entleert sich die Blase bei einem gewissen Füllungsgrade von selbst, ausserdem auf gewisse Hautreize (GOLTZ); der Wille kann aber den Reflex selbst bei starker Füllung hindern, und andererseits auch bei wenig gefüllter Blase den Entleerungsapparat spielen lassen. Nach Zerstörung des Lendenmarks träufelt durch Lähmung des Sphinkter beständig Harn ab, und doch entleert sich die Blase nie vollkommen. Eine neuere Angabe (MOSSO & PELLACANI) will die Innervation der gewöhnlichen Blasenreflexe in das Gehirn verlegen, selbst die durch Hautreize der hinteren Extremitäten ausgelösten.

Die Nerven treten theils direkt durch die Kreuzbeinnerven, theils indirekt durch Lendennerven und Sympathicus zur Blase, letztere das Ganglion mesentericum inf. durchsetzend, welches ein selbstständiges Reflexcentrum für die Blase enthält (SOKOWNIN, H. NUSSBAUM, NAWROCKI).

Durchschneidung der sympathischen Nerven soll ohne Einfluss auf die Blase sein (LANNEGRACE). Die beiden Hauptnervenbahnen der Blase liegen im Nerv. erigens (Kap. XIII.) und im Nerv. hypogastricus. Ersterer soll den Sphinkter ausser Funktion setzen, und den Detrusor erregen, letzterer umgekehrt den Sphinkter zur Kontraktion bringen (v. ZEISSL; diese gekreuzte Hemmung wird von COURTADE & GUYON bestritten; nach GRIFFITHS, sowie LANGLEY & ANDERSON versorgt jeder Nerv beide Muskeln). Der Nerv. pudendus beherrscht die quergestreiften Harnröhrenmuskeln (GRIFFITHS).

Während des Aufenthalts in der Blase soll der Urin einen Theil seines Wassers durch Resorption verlieren (KAUPP). Andere bestreiten dies, da die Blase von Leichen Salz- und Harnstofflösungen nicht von innen nach aussen durchtreten lasse, so lange ihr Epithel unversehrt ist (KÜSS u. A.). Jedoch ist das Resorptionsvermögen der Blase durch neuere Versuche an Menschen und Thieren bestimmt erwiesen (MAAS & PINNER, CAZENEUVE & LÉPINE); Strychnin soll freilich aus der Blase nicht resorbirt werden (LEWIN & GOLDSCHMIDT). Fraglich konnte nur erscheinen, ob, da auch feste Bestandtheile resorbirt werden, der Harn koncentrirter wird. Nach POSNER ist der im Schlafe gebildete Harn an sich koncentrirter. In Blase und Harnröhre findet eine Beimischung von Schleim aus den zahlreichen Drüsen statt; der Schleim schlägt sich beim Stehen des Harns als Wölkchen nieder. In der Blase sind die spätesten Harnportionen wegen der Lage der Uretermündungen die untersten; die Schichtung kann sich lange erhalten (EDLEFSEN).

4. Die Bedeutung der Harnsekretion.

Die Bedeutung der Harnsekretion liegt in der Ausscheidung von Wasser, gewissen Salzen und stickstoffhaltigen Stoffwechselprodukten aus dem Körper. Nebenbei schafft der Harn

zahlreichen zufällig eingeführten Substanzen einen Ausweg und ermöglicht dadurch z. B. Genesung nach vielen Vergiftungen; ja, die Ausscheidung kann, besonders bei langsamer Aufsaugung (z. B. Kurare vom Magen aus), so schnell geschehen, dass das Blut gar nicht zu einem wirksamen Giftgehalt gelangt (Bernard, Hermann).

C. Die Hautabsonderungen und die Milch.

Ueber Hautathmung und Hautausdünstung s. p. 119, über die glatten Muskeln der Haut unten sub 2, über Haut- und Sekretionsströme p. 145 f.

1. Der Schweiss.

Der Schweiss ist eine nur unter besonderen Umständen von der Haut gelieferte Flüssigkeit, farblos, klar oder durch beigemischte Epidermisschuppen getrübt, von zweifelhafter Reaktion (s. unten) und charakteristischem Geruch; spez. Gew. 1,005—1,006. Seine Zusammensetzung ist wenig bekannt. Gefunden sind ausser Wasser und Salzen (besonders Chlornatrium) hauptsächlich Harnstoff, flüchtige Fettsäuren (bis zur Propionsäure und höher), Fette, Cholesterin, Rhodankalium.

Grössere Mengen Schweiss, jedoch stets durch Hauttalg und Epidermis verunreinigt, erhält man durch Lagerung des Körpers auf eine geneigte Metallrinne im Dampfbade, oder durch Bekleiden einzelner Körpertheile mit einem luftdicht schliessenden Ueberzuge (Guttapercha), der mit einem Auffangegefäss verbunden ist. Die Reaktion wurde früher für den Menschen als sauer, und nur durch Zersetzung alkalisch, bezeichnet. Indess ist der Schweiss der Säugethiere durchweg alkalisch, und ebenso wird der menschliche Schweiss an talgdrüsenfreien Stellen (Vola manus) nach sorgfältiger Reinigung gefunden (Trümpy & Luchsinger); die saure Reaktion rührt also vermuthlich nur von Beimengungen oder Zersetzung her. — Als zweifelhafte Schweissbestandtheile werden angeführt eine N-haltige Säure, Hidrotsäure (Favre), und ein rother Farbstoff (Schottin). Manche genossene Substanzen gehen in den Schweiss über.

Ueber die quantitative Zusammensetzung des Schweisses geben folgende Zahlen Aufschluss (in 100 Theilen):

	nach Favre:	nach Harnack:
Wasser	995,6	990,9—991,6
Anorganische Stoffe . .	2,5	6,7— 6,5
Harnstoff	0,04	1,2
Fette	0,01	1,2— 0,75
Andere organische Stoffe	1,88	—

Absonderung des Schweisses.

Der Schweiss wird von den langen, am Grunde knäuelförmig aufgewundenen Schlauchdrüsen der Kutis, den Schweissdrüsen, abgesondert, welche namentlich an Stirn, Achselhöhlen, Fusssohlen, Handtellern reichlich und gross sind.

Für gewöhnlich findet an den meisten Hautstellen keine Sekretion statt. Dieselbe wird durch folgende Umstände hervorgerufen: 1. Hitze, d. h. erhöhte Körpertemperatur, sowohl allgemeine als lokale; 2. Muskelanstrengung (bewirkt allgemeines Schwitzen, lokale Anstrengung häufig lokales Schwitzen); 3. reichliches Getränk, besonders warmes; 4. Gemüthsbewegungen (Angstschweiss); 5. dyspnoische Zustände (bei Erstickung und in der Agonie); 6. gewisse Substanzen (Pilokarpin, Ammoniaksalze etc.).

Einzelne dieser Einwirkungen beweisen schon ohne Weiteres einen Einfluss des Nervensystems. Für einen solchen spricht auch der Mangel an Schweisssekretion in gelähmten Theilen und nach Nervendurchschneidung. Die erste experimentelle Beobachtung (Dupuy 1816) schien aber in entgegengesetztem Sinne zu sprechen, indem beim Pferde nach einseitiger Durchschneidung des Halssympathicus gleichseitiges Schwitzen des Kopfes (neben der Hyperämie) auftrat. Man war deshalb geneigt, die Schweisssekretion als Filtration in Folge von Gefässerweiterung zu betrachten. Jedoch ergab sich (Goltz, Luchsinger), dass Reizung des Nervenstammes einer Extremität Schweissabsonderung auf ihrer Haut bewirkt; dieselbe tritt auch an abgeschnittenen Gliedmassen ein, ist also von vasomotorischen Einflüssen unabhängig; indess ist sie wahrscheinlich gewöhnlich mit Gefässerweiterung verbunden. Die Schweisssekretion ist also der Speichelsekretion analog, und ohne Zweifel wie diese im Wesentlichen ein Zellprozess. Auch ist die Sekretion von Druckverhältnissen völlig unabhängig (Levy-Dorn). Die Ausstossung des Schweisses wird wahrscheinlich durch die an den Drüsen vorkommenden glatten Muskelfasern (Kölliker) befördert. Das oben erwähnte Duypuy'sche Resultat soll von der Durchschneidung sekretionshemmender Fasern, welche im Sympathicus verlaufen, herrühren (Arloing).

Die Schweissnerven können sowohl durch direkte Reizung, wie auch durch das lokale Ausbleiben central erregten Schwitzens nach ihrer Durchschneidung festgestellt werden. Sie entspringen in der Regel nicht mit den cerebrospinalen Nerven des betreffenden Bezirks aus Hirn und Rückenmark, sondern mischen sich diesen grösstentheils erst aus dem sympathischen Grenzstrang bei, in welchen sie aus anderen cerebrospinalen Wurzeln gelangen; ihr Verlauf ist also dem der Gefässnerven ähnlich (Luchsinger, Nawrocki).

Die Schweissnerven für das Vorderbein entspringen aus dem 4. bis 9. Brustnerven und passiren das Gangl. stellatum, diejenigen für das Hinterbein stammen

aus dem 12. Brust- bis 3. Lendennerven, und durchsetzen die untersten Lumbar- und die Sakralganglien (Luchsinger, Langley).

Die Schweissnerven haben einen centralen Angriffspunkt im Rückenmark, welches unter der Einwirkung von Hitze, Dyspnoe und Giften (besonders Pilokarpin) Sekretion einleitet, auch wenn das Gehirn abgetrennt ist (Luchsinger). Höhere Centra befinden sich im Kopfmark und im Grosshirn (letzteres durch die psychischen Schweisse erwiesen). Da Pilokarpin und andere Gifte auch an Gliedern, deren Nerven durchschnitten sind, Schweiss hervorbringen (wenn auch später als an den anderen), und ferner bei subkutaner Injektion zuerst an der Applikationsstelle Schweiss machen, so muss man ausser der indirekten auch eine direkte Erregbarkeit der Schweissdrüsen oder ihrer nervösen Endapparate annehmen. Atropin lähmt sowohl die direkte wie die indirekte Erregbarkeit. Ob das gewöhnliche Schwitzen durch Hitze auf reflektorischer Reizung oder direkter Erwärmung der Schweisscentra (s. oben) beruht, ist noch unentschieden. Bei vielen Menschen schwitzt bei Muskelanstrengungen die über den thätigen Muskeln liegende Haut, jedenfalls durch associirte Erregung der Schweissnerven.

Bei vielen Thieren tritt Schweiss nur an beschränkten, meist an unbehaarten Hautstellen auf (bei der Katze an den Zehenballen), obgleich die Knäueldrüsen viel weiter verbreitet sind; vermuthlich liefern sie an den schweisslosen Stellen fettige Sekrete, wie die Knäueldrüsen des Gehörgangs (Ohrenschmalzdrüsen). Den Schweissdrüsen analog sind die Drüsen am Flotzmaul des Rindes, der Rüsselscheibe des Schweins u. dergl., sowie deren Innervation. Eine galvanische Erscheinung durch lokales Schwitzen beim Menschen ist p. 146 angeführt.

Die physiologische Bedeutung der Schweissabsonderung wird bei der thierischen Wärme (Kap. VI.) besprochen.

2. Der Hauttalg.

Ein fettiges Sekret, von fast unbekannter Zusammensetzung und Reaktion, wird von den behaarten Hautstellen geliefert, aus kleinen traubigen Drüsen, welche in die Haarbälge münden. Das Sekret wird durch die glatten Muskelfasern, welche um die Drüse herum zum Haarbalg gehen (Arrectores pili) anscheinend ausgepresst; ist die Drüse im Vergleich zum Haare gross, so wird sie durch die genannten Fasern über das Hautniveau vorgetrieben, wodurch die sog. „Gänsehaut“ entsteht; die Veranlassungen sind hauptsächlich Kälte und psychische Zustände. Die Zellen der Talgdrüsen sind mit Fetttröpfchen erfüllt, und gehen wahrscheinlich bei der Talgbildung zu Grunde. Ein Nerveneinfluss ist nicht nachzuweisen.

Die Haaraufrichtung (Horripilation) ist bei vielen Thieren, namentlich an ein-

zelnen Stellen bei Affen und Katzen, ferner an den Stacheln des Igels, an den Federn der Vögel u. s. w., sehr stark entwickelt, und steht unter dem Einfluss besonderer („pilomotorischer“) Nervenfasern, deren Ursprung und Verlauf gewisse Analogien mit den Schweissfasern zeigt (H. Müller, Schiff, Langley & Sherrington).

Grössere und selbstständige Talgdrüsen bilden die Meibom'schen Drüsen der Augenlider, die Drüsen des Praeputium penis, die Oeldrüsen der Schwimmvögel etc. — Das Ohrenschmalz wird dagegen zum Theil von Knäueldrüsen wie der Schweiss abgesondert; die Haarbälge des Gehörgangs haben Talgdrüsen. — Beim Neugeborenen ist die Haut mit einer dünnen Talgschicht (Vernix caseosa) überzogen.

Anhang. Hautsekrete der Amphibien. Die nackten Amphibien haben eine drüsenreiche Haut, welche reichlich absondert. Die Sekrete sind sehr mannigfach in Zusammensetzung, Aussehen und Reaktion, meist schleimig, zuweilen emulsionsartig (Kröte), bei vielen ätzend (Frosch, Kröte), oder giftig (Salamander) in Folge besonderer Bestandtheile. In der Froschhaut sind die Drüsen dicht gedrängt, einfach kugelig mit sehr kurzem Ausführungsgang; sie haben ein einfaches, meist cylindrisches oder konisches Epithel, und sind von glatten Muskelfasern umgeben; es giebt mindestens zwei durch Grösse, Sekret etc. verschiedene Drüsengattungen; das schleimig-körnige Sekret ist anscheinend bei den kleineren Drüsen alkalisch, bei den grossen sauer. Die Absonderung wird durch Reizung der Nerven deutlich vermehrt, und das Sekret durch Kontraktion des Muskelmantels ausgestossen (besonders an Schwimmhaut und Nickhaut mikroskopisch sichtbar). Der Sekretionsmodus besteht darin, dass die dem Lumen zugekehrten Zellkuppen sich zu Sekret metamorphosiren und durch den Muskeldruck abgedrängt werden, während die Zellen von der Matrix her nachwachsen. Ueber die galvanischen Vorgänge s. p. 145 f.

Ueber das Verhalten der Pigmentzellen der Haut bei Amphibien s. Kap. VIII. bei den kontraktilen Zellkörpern.

3. Die Milch.

Die Milch ist ein ausschliesslich von weiblichen Säugethieren und normal nur nach der Geburt der Jungen längere Zeit geliefertes, zur ersten Ernährung der letzteren bestimmtes Sekret. Sie bildet eine nur in dünnen Schichten durchscheinende, gelblich oder bläulich weisse, süsslich schmeckende und schwach riechende Emulsion feiner Fetttröpfchen (Milchkügelchen, Butterkügelchen) in einer klaren Flüssigkeit. Das spez. Gewicht der Frauenmilch ist 1,027—1,032, das der Kuhmilch 1,029—1,033. Die Reaktion ist meist alkalisch, selten schwach sauer, oft amphichromatisch. Die Anwesenheit einer Membran um die Milchkügelchen ist nie mit Sicherheit erwiesen, und wegen der leichten Vereinigung der Kügelchen beim Buttern höchst unwahrscheinlich. Die in den ersten Tagen nach der Geburt abgesonderte Milch nennt man Kolostrum oder Biesmilch; sie zeichnet sich durch grössere Koncentration, stärkeren Eiweissgehalt und die Anwesenheit runder, blasser, kontraktiler (Stricker), zum Theil mit Fett-

tröpfchen erfüllter Zellen (Kolostrumkörperchen) neben den Milchkügelchen aus.

Auch bei Neugeborenen (beider Geschlechter) existirt vom 1.—8. Tage bis zur 6.—8. Woche eine Milchsekretion, die sog. Hexenmilch; ferner in seltenen Fällen bei Männern.

Die chemischen Bestandtheile der Milch sind:

1. Wasser;

2. Salze, und zwar hauptsächlich Kali-, Kalk-, Phosphorsäure-Verbindungen, auch etwas Eisen und Mangan (die Salze zeigen eine auffallend ähnliche Mischung wie diejenigen der Blutkörperchen);

3. Milchzucker;

4. Albuminstoffe und Nukleoalbumine, besonders Kasein, viel weniger Albumin, auch etwas Pepton (Schmidt-Mülheim);

5. Fette: die Glyceride der Palmitin-, Stearin- und Oelsäure, in kleinen Mengen auch der Butter-, Kapron-, Kaprin-, Kapryl- und Myristinsäure (letztere als Butterfette bezeichnet);

6. Cholesterin (Schmidt-Mülheim);

7. Lecithin, oder Verbindungen desselben (Tolmatscheff), und Nuklein (der Frauenmilch fehlend, v. Szontagh);

8. verschiedene Extraktivstoffe, darunter Kreatin, Harnstoff (Lefort), Hypoxanthin (Schmidt-Mülheim), Citronensäure (Henkel);

9. Gase (CO_2, O_2, N_2).

Das Kasein (vgl. p. 39) wird aus der Kuhmilch durch Säuren und Kälberlab oder andere „Labfermente" gefällt, dagegen nicht oder nicht vollständig aus der Frauen- und Stutenmilch, welche also andere Kaseine enthalten müssen; der menschliche Magensaft koagulirt übrigens die Frauenmilch. Der Kaseinniederschlag schliesst die Milchkügelchen fast vollständig ein. Das Albumin gewinnt man, nach Ausfällung des Kaseins, durch Neutralisation und Erhitzen. Beim Erhitzen der frischen Milch bildet sich auf derselben ein Häutchen, welches aus Albumin besteht. Dasselbe bildet sich jedoch nach dem Abheben durch neues Erhitzen wieder, was beliebig oft wiederholt werden kann, und zwar ist dazu Berührung mit Luft nöthig; die so abgeschiedenen Albuminmengen sind grösser als der sog. Albumingehalt der Milch: das Kasein ist also dabei betheiligt (Hermann & Sembritzki). — Beim Filtriren von Milch durch Thonfilter mit Hilfe von Luftdruck bleiben nicht blos die Fette, sondern auch das Kasein im Filter zurück (Zahn, Kehrer). Da dasselbe auch geschieht, wenn die Milch mit gepulvertem Thon oder Thierkohle gemischt und dann durch Papier filtrirt

wird, so muss man annehmen, dass das Kasein durch eine Oberflächenwirkung festgehalten wird (Hermann & Dupré).

Beim Stehen der Milch steigen die Milchkügelchen langsam auf und bilden oben eine fettreichere Milchschicht, den Rahm; durch Schlagen desselben vereinigen sich die Kügelchen zur Butter. Bei längerem Stehen, besonders in der Wärme, findet Umwandlung des Milchzuckers in Gährungsmilchsäure (p. 18) durch von aussen zutretende Bakterien statt, die Milch wird sauer, wodurch Koagulation des Kaseins eintritt; Aufkochen schützt daher die Milch vor baldiger Säurung.

Das aus Kasein mit den eingeschlossenen Milchkügelchen (s. oben) bestehende Koagulum heisst Käse, das albumin-, zucker- und salzhaltige Filtrat Molken (Serum lactis). Im abgepressten und sich selbst überlassenen Käse findet ein noch nicht völlig übersehbarer Prozess (Reifen des Käses) statt, in welchem sowohl das Kasein wie die Fette Zersetzungen erleiden; ersteres geht dabei in peptonartige Körper, weiter zum Theil in Leucin, Tyrosin und fäkal riechende Stoffe über.

Die Angaben, dass in der Milch beim Stehen Kasein aus Albumin, Fette aus Eiweissstoffen u. s. w. sich bilden, haben sich nicht bestätigt, ebensowenig die angebliche Umwandlung von Kasein in Fett beim Reifen des Käses.

Die quantitative Zusammensetzung der Milch ist folgende (nach Moleschott):

In 1000 Theilen im Mittel.	Frau.		Kuh.		Ziege.	Stute.
	Milch	Kolostrum	Milch	Kolostrum	Milch	Milch
Wasser	885,7	864,4	857,1	787,6	863,6	828,4
Salze	2,4	4,7	5,5	7,8	6,2	86,5 (Salze + Milchzucker)
Milchzucker + Extr.	48,2	44,7	40,4	42,6	40,0	
Butter	35,6	33,5	43,1	35,0	43,6	68,7
Kasein	28,1	52,7 (Kasein + Albumin)	48,3	127,0 (Kasein + Albumin)	33,6	16,4
Albumin	—		5,8		13,0	—

Doch sind die Methoden der Milchanalyse in manchen Punkten unsicher, und manche Angaben, namentlich über Frauenmilch, von obigen stark abweichend.

Die Asche der Milch hat auffallend genau die quantitative Zusammensetzung der Gesammtasche des Säuglings, worin eine hohe Sparsamkeit liegt, indem Alles gleichmässig verwerthet wird; nur der Eisengehalt ist scheinbar viel zu klein, was aber darin seine Erklärung findet, dass der Embryo einen grossen Eisenvorrath mitbringt (Bunge).

Absonderung der Milch.

Die Milchdrüsen lassen sich als sehr vergrösserte, agglomerirte Talgdrüsen betrachten, und sind daher an den verschiedensten Hautstellen und in sehr verschiedener Zahl entwickelt; beim Menschen 2 an der Brust; bei der Stute und Ziege 2, bei der Kuh 4, in der Schamgegend; bei multiparen Thieren 10—12 und mehr längs des Bauches. Sie entwickeln sich erst bei der Pubertät, und sezerniren nur nach

Geburten, dann aber für längere Zeit beständig. Das Sekret sammelt sich in flaschenförmigen Reservoirs (Milchcysternen, beim Menschen nur schmale Erweiterungen der Drüsengänge, deren jede Mamma 15 bis 24 besitzt, bei der Kuh für jede Drüse eine grosse, fast ganz in der Zitze gelegene Höhle), welche mit je einem feinen Kanale auf der Spitze der Warze, resp. Zitze münden und durch Luftdruck (Saugen) oder Melken entleert werden.

Die spezifischen Bestandtheile der Milch, Kasein, Milchzucker und Butterfette, sind im Blute nicht oder nur in verschwindender Menge enthalten, entstehen also erst in den Zellen der Milchdrüsenalveolen. Dieselben bilden eine einfache Wandschicht, schwellen bei der Sekretion an, und bilden in ihrem distalen Theile Fetttropfen; dieser Theil scheint sich aufzulösen und durch den nachwachsenden basalen Theil der Zelle ersetzt zu werden; ein Nachwuchs neuer Zellen an Stelle der verfettenden, wie bei der Talgbildung, findet also nicht Statt (Heidenhain). Die Kolostrumkörperchen sind sich ablösende Epithelien, welche anscheinend erst nach der Ablösung sich durch amöboide Bewegungen mit Fetttropfen füllen (Heidenhain & Partsch). Ueber die speziellen chemischen Quellen der einzelnen Milchbestandtheile ist durchaus nichts Sicheres bekannt (über die Fettbildung s. Kap. V.).

In der Wärme digerirter Brei von Milchdrüsen zeigt eine Zunahme der reduzirenden Substanz, wahrscheinlich des Milchzuckers; letzterer könnte also durch ein Ferment aus einem vorräthigen Saccharogen entstehen. Dies letztere geht in Dekokte über, welche mit frischer Drüsensubstanz digerirt ebenfalls jene Zunahme des Reduktionsvermögen zeigen (H. Thierfelder). Auch ein Ferment, welches Serumalbumin in Kasein verwandelt, soll in der Drüse auf ähnlichem Wege nachweisbar sein. Ziegen, denen die Milchdrüsen exstirpirt sind, scheiden nach dem Werfen Zucker mit dem Harne aus (Bert); hiernach würde die Vorstufe des Milchzuckers nicht in der Drüse selbst gebildet.

Die Nahrung hat grossen Einfluss auf Menge und Zusammensetzung der Milch. Reichliche Kost, namentlich eiweissreiche, vermehrt unter Zunahme des Drüsenvolums (durch Vermehrung der Zellen, Heidenhain) die Menge, den Kasein- und Fettgehalt, während der Zuckergehalt besonders durch Kohlehydrate gesteigert wird; Fettnahrung vermehrt den Fettgehalt nicht.

Ein Nerveneinfluss wird dadurch konstatirt, dass Gemüthsbewegungen Menge und Qualität der Milch verändern können. Die spärlichen experimentellen Ergebnisse an Thieren (Eckhard, Röhrig) stehen vor der Hand unter einander in Widerspruch. Häufige Entleerung vermehrt die Milchbildung, möglicherweise durch einen Einfluss des Se-

kretdrucks auf die Zellen. Das Sekret wird wahrscheinlich durch die glatten Muskelfasern der Drüse den Behältern zugetrieben; auch eine Art von Erektion der Warze beim Saugen scheint durch glatte Muskeln bewirkt zu werden.

Die 24stündige Milchmenge beider Brüste wird auf etwa 1350 grm. geschätzt. Kühe können bis über 10 Liter liefern.

D. Andere Drüsensekrete.

Die Schleimhäute der Athmungs-, Harn-, Geschlechts- und Sinnesorgane sind mit Schleimdrüsen ausgestattet, deren Sekrete kaum untersucht sind. Sie reagiren meist alkalisch, der Scheidenschleim sauer. Die fettigen Sekrete des Gehörgangs und der Augenlider sind schon p. 177 erwähnt. Der Samen, in welchem morphologische Bestandtheile die Hauptsache sind, wird bei der Zeugung besprochen.

Thränen.

Sie bilden eine klare, farblose, alkalische, salzig schmeckende Flüssigkeit, welche aus Wasser, Salzen (besonders Chlornatrium), etwas Mucin und Eiweiss besteht. Ueber ihre Bedeutung, Ergiessung und Schicksal s. Kap. XII.

Die Thränen enthalten 99 pCt. Wasser, 0,1 Albumin, 0,8 Salze, 0,1 Epithelien (Frerichs).

Die Thränendrüse schliesst sich in Bau und Absonderung vollkommen den Eiweissdrüsen an (Heidenhain, vgl. p. 150). Sie sezernirt beständig; ihre Sekretion wird aber bei psychischen Erregungen gewisser Art, und ferner reflektorisch bei Reizung der Nasenschleimhaut, der Konjunktiva und der Retina bedeutend gesteigert. Der Reflex von der Nasenschleimhaut erstreckt sich nur auf die gereizte Seite.

Die sekretorischen Nerven sind (Herzenstein): R. lacrymalis trigemini, R. subcutaneus malae trig., und der Halssympathicus (welcher letztere die beständige Absonderung bewirken soll). Auch dem Facialis wird Einfluss zugeschrieben. Der Nasenreflex bleibt nach Durchschneidung des Lacrymalis aus (Herzenstein).

E. Rückblick auf die Sekretionsvorgänge.

Soweit man aus den bestbekannten Absonderungsvorgängen schliessen kann, ist die eigentliche Absonderung ein morphologischer, epithelialer Vorgang, im Wesentlichen bestehend in einer Metamorphose und Abstossung des distalen (in Folge der Einstülpung dem Drüsenlumen zugewandten) und Nachwachsen des, mit der Matrix in Verbindung stehenden proximalen Zellantheils; bei mehrschichtigen Epithelien, z. B. in den Speicheldrüsen, vertheilt sich dieser Erneuerungsvorgang, die

Richtigkeit der Heidenhain'schen Ansicht vorausgesetzt (vgl. p. 150), auf die verschiedenen Zellschichten, indem die distale, dem Lumen zugewandte metamorphosirt und verbraucht wird, die proximale durch Theilung für Ersatz sorgt, also entsprechend den Vorgängen im mehrschichtigen Hautepithel. Die Metamorphose ist stets mit Verlust der protoplasmatischen Natur, und daher, nach einem allgemeineren Gesetze (p. 146 und Kap. VII.) mit Negativität gegen den protoplasmatischen Rest verbunden.

III. Drüsen ohne Ausführungsgang.

Eine Anzahl drüsiger Gebilde besitzt keinen Ausführungsgang und liefert kein Sekret. Von ihrer Funktion ist nur sehr wenig bekannt. Ein Theil dieser Organe, Milz und Thymusdrüse, kommt im folgenden Kapitel bei der Blutbildung zur Sprache. Ueber die Zirbeldrüse s. Kap. XI.

Die Schilddrüse.

Die Schilddrüse ist ein sehr gefässreiches Organ, welches dichtgedrängte geschlossene, von einfachem Epithel ausgekleidete und mit einer kolloiden Masse erfüllte Hohlräume (Alveolen) enthält. Bis vor Kurzem wurde ihr nur eine Rolle für die Regulation des Hirnblutlaufs (vgl. Kap. XI.) vermuthungsweise zugeschrieben. Nachdem man aber bei Menschen, deren kropfig entartete Schilddrüse exstirpirt war, eigenthümliche Erkrankungen beobachtet hatte (Cachexia strumipriva, Reverdin, Kocher), zeigte sich, dass namentlich Hunde und andere Fleischfresser nach vollständiger Exstirpation der Schilddrüsen (es fehlt hier meist die mediane Brücke) unter nervösen Erscheinungen (Schwäche, Zittern, Schlafsucht, Krämpfe, sog. Tetanie) zu Grunde gehen (Schiff u. A.). Nur einseitige Exstirpation hat beim Hunde keine Folgen, beidseitige tödtet auch dann, wenn zwischen beiden Akten längere Zeit liegt. Einzelne Hunde bleiben am Leben; anscheinend sind dann Nebenschilddrüsen (im Thorax etc.) vorhanden.

Die angeführten akuten Erscheinungen sind bei Pflanzenfressern weniger regelmässig und heftig, vielleicht nur deshalb, weil hier Nebenschilddrüsen häufiger sind und leichter stehen bleiben (Gley, Hofmeister, bestritten von Blumreich & Jacoby). Selbst kleine Reste der Schilddrüsensubstanz ($^1/_5$, ja bei allmählicher Wegnahme $^1/_{18}$) genügen zur Verhinderung der Tetanie. Mehr chronische Veränderungen durch Exstirpation, Entartung u. dgl. der Schilddrüse sind: eine sulzige Veränderung des subkutanen Bindegewebes (Myxoedem), Wachsthumsstörungen (nach Exstirpation bei jungen Pflanzenfressern, Hofmeister, v. Eiselsberg), Haut- und Haarveränderungen, geistige Schwäche. Alle diese Zustände kommen bei Kropfkranken, besonders Kretins vor, da die Vergrösserung der Schilddrüse eine degenerative ist; bei manchen Kretins fehlt die Schilddrüse ganz.

Wie kleine zurückbleibende Reste, so können auch irgendwohin transplantirte Schilddrüsen die Folgen der Exstirpation verhindern (Schiff), welche dann nach Wegnahme der transplantirten Drüsen auftreten (v. Eiselsberg). Dies führte zu der Erkenntniss, dass auch Injektion von Schilddrüsenextrakten (Vassale), ja sogar Genuss von Schilddrüsensubstanz die Folgen der Exstirpation verhindern kann, also gewisse, von der Drüse produzirte Bestandtheile das Wirksame sind; als wesentlichster ist das Thyreojodin oder Jodothyrin erkannt worden (Baumann & Roos), welches fast 10 pCt. Jod enthält. Es scheint, dass ein inneres Sekret der Drüse gewisse schädliche Stoffwechselprodukte beseitigt oder unwirksam macht.

Zahlreiche andere Angaben, besonders über Beziehungen zur Hypophysis cerebri, Milz etc., sind ganz streitig.

Die Nebennieren.

Die Nebennieren besitzen in ihrer Rindensubstanz eingelagerte kompakte Massen epithelartiger Zellen, in der Marksubstanz ähnliche Zellen in kleineren Gruppen angeordnet, und im Gerüste zahlreiche Ganglienzellen und Nervenfasern. Wegen dieses Umstandes halten sie Einige (neuerdings z. B. Jacobj) für eine Art von sympathischem Ganglion. Andere bringen sie mit der Erzeugung von Farbstoffen in Verbindung; bei einer gewissen Pigmentanomalie der Haut („Bronzed skin") finden sich die Nebennieren erkrankt (Morbus Addisonii); aus ihrer Substanz lässt sich ein violetter Farbstoff darstellen (Holm), ferner eine mit Eisenchlorid sich grün färbende Substanz (Fränkel). Exstirpation der Nebennieren soll bei Fröschen und Säugern tödtlich wirken (Brown-Séquard; Abelous & Langlois), während Erhaltung einer Nebenniere die Thiere am Leben lässt. Unter den Folgeerscheinungen tritt eine starke Beeinträchtigung der Muskelthätigkeit (auch bei Morbus Addisonii) hervor, ferner Herabsetzung des arteriellen Blutdrucks, während derselbe durch Injektion von Extrakten der Drüse enorm gesteigert wird (Szymonowicz): ob durch die eisengrünende Substanz (Fränkel) oder einen besonderen Körper (Gürber), ist noch zweifelhaft.

Ueber die physiologische Bedeutung des Hirnanhangs (Hypophysis cerebri) und der Steissdrüse ist noch weniger bekannt. Exstirpation der Hypophysis, übrigens eine höchst eingreifende Operation, soll nach Einigen ähnlich wirken, wie Schilddrüsenexstirpation, und nach letzterer die Hypophysis sich vergrössern.

IV. Die Höhlenflüssigkeiten, Parenchymsäfte und Parenchyme.

In vielen Körperhöhlen, besonders in den sogenannten serösen Säcken finden sich alkalische Flüssigkeiten, welche früher als Sekrete der Höhlenwände, z. B. der mit einer einfachen Endothelschicht bekleideten serösen Häute, betrachtet wurden, und zwar galten sie, da sie im Wesentlichen nur Bestandtheile des Blutplasma enthalten, als einfache Filtrate oder sog. Transsudate des Blutes. Sehr ähn-

lich verhält sich der Inhalt der Spalträume sämmtlicher Gewebe des Körpers, die sog. Parenchymsäfte. Alle diese Flüssigkeiten werden neuerdings, da sie mit Lymphgefässen kommuniziren und Lymphzellen enthalten, als Lymphe betrachtet (v. Recklinghausen; vgl. Kap. IV.). Sie unterscheiden sich untereinander nur durch die Mengenverhältnisse ihrer Bestandtheile, über welche folgende Tabelle (nach K. B. Hofmann) eine Uebersicht giebt.

In 1000 Theilen	Wasser	Feste Bestandtheile	Albumin	Fibringeneratoren, resp. Fibrin	Extraktivstoffe	Salze
(Blutplasma)	908,4	91,6	71,1	9,2	4,8	7,4
(Blutserum)	913,2	86,7	72,5	—	6,4	7,8
Liquor pericardii . .	948,1	51,9	38,8	0,7	4,7	7,5
Humor aqueus . . .	986,9	13,1	1,2	—	4,2	7,5
Liquor cerebrospinalis .	988,2	11,8	?	—	?	9,5

Es gehören noch hierher Liquor pleurae, peritonei, amnii, allantoidis, Endo- und Perilymphe des Ohres, Glaskörper u. s. w. — Die Gelenkschmiere oder Synovia, welche in den Zotten der Synovialhaut eine Art Absonderungsorgan hat, enthält auch Mucin (2—6 p. mille), Fett (0,6—0,8 p. mille) und Epithelien. Die Schleimbeutel- und Sehnenscheidenflüssigkeiten enthalten einen noch nicht erforschten gallertartigen Stoff.

Hier mögen auch noch einige Bemerkungen über die Chemie mehrerer Gewebe ihre Stelle finden (über Muskel- und Nervengewebe s. die betr. Kapitel).

Knochengewebe. Das reine Knochengewebe (nach Entfernung von Periost, Marksubstanz etc.) besteht höchst überwiegend aus unorganischen Salzen; in dem vollkommen getrockneten Knochen (Wasser etwa 2 pCt.) findet sich eine für jede Thierart sehr konstante Zusammensetzung; beim Menschen 68 pCt. Salze, 32 pCt. organische Substanz (Zalesky). Erstere bestehen aus 84 pCt. basisch phosphorsauren Kalks ($P_2O_8Ca_3$), 1 pCt. basisch phosphorsaurer Magnesia ($P_2O_8Mg_3$), 7,6 pCt. anderer Kalksalze (CO_3Ca, $CaCl_2$, $CaFl_2$) und 7,4 pCt. Alkalisalze (NaCl etc.). Der organische Antheil besteht fast ganz aus leimgebender Substanz, und wandelt sich durch Kochen, namentlich nach Behandlung mit Säuren, in Leim um.

Die eigentliche Knochensubstanz hat in spongiösen und kompakten Knochen genau dieselbe Zusammensetzung. Die Konstanz der Zusammensetzung der Knochensubstanz (Milne Edwards jun., Zalesky) berechtigt zu der Annahme, dass die Salze nicht mechanisch in die organische Substanz eingelagert, sondern chemisch mit dieser verbunden sind.

Verdünnte Säuren entziehen dem Knochen die Salze und lassen die weiche

knorpelartige organische Substanz zurück. Glühen zerstört umgekehrt die letztere und hinterlässt eine weisse poröse unorganische Masse (gebrannter Knochen). In beiden Fällen bleibt die ungefähre äussere Gestalt des Knochens erhalten.

Dem Knochen schliessen sich die anderen mit Kalksalzen imprägnirten Gewebe an, z. B. die Zähne. Der Zahnschmelz, fast wasserfrei, enthält nur 4 pCt. organischer Substanz, und im übrigen die Bestandtheile des Knochens in analogen Verhältnissen.

Knorpelgewebe. Abgesehen von Wasser und den Bestandtheilen der Zellkörper enthält der Knorpel hauptsächlich leimgebende, der hyaline Knorpel chondringebende Substanz, Einlagerungen von Elastin und wenig unorganische Salze.

Dem Knorpel am nächsten steht die Kornea, welche beim Kochen eine chondrinähnliche Substanz liefert; sie enthält ausserdem viel fibrinoplastische Substanz.

Bindegewebe. Im Bindegewebe kann man unterscheiden (Kühne): 1) die Substanz der Fibrillen, — leimgebende Substanz, 2) die Kittsubstanz zwischen den Fibrillen, durch Kalk- und Barytwasser extrahirbar (Rollett), das Extrakt enthält Mucin, 3) die Einlagerungen von Elastin und 4) die Zellkörper mit ihren gewöhnlichen, hauptsächlich eiweissartigen Elementen; häufig sind dieselben von Fett erfüllt, das Gewebe heisst dann Fettgewebe (vgl. jedoch Kap. V.). In den foetalen und einigen anderen Bindegeweben tritt die leimgebende Substanz gegen die mucingebende zurück.

Im Fettgewebe machen die neutralen Fette ca. 83 pCt. des Gesammtgewichts aus; unter ihnen überwiegt das Olein bedeutend, relativ wenig Palmitin, am wenigsten Stearin, Fette flüchtiger Fettsäuren nur in Spuren; der Schmelzpunkt liegt unterhalb 15—20°. Beim Kinde ist das Fett etwas palmitinreicher als beim Erwachsenen, daher schwerer (bei 45°) schmelzbar (L. Langer). Bei gemästeten Thieren ist das Fett ärmer an Fetten fester Fettsäuren als vor der Mästung (Muntz).

Viertes Kapitel.

Die Verdauung, Aufsaugung und Blutbildung.

I. Die Verdauung.

Geschichtliches. Im Alterthum bezeichnete man die Verdauung als Coctio ciborum, indem man an eine dem Kochen vergleichbare Garmachung der Speisen dachte. Im Mittelalter wurde vielfach wirklich an einen kochenden Einfluss der thierischen Wärme gedacht. Erst im 17. Jahrhundert entwickelten sich bestimmtere

Vorstellungen, und zwar nahmen die Iatrochemiker, von der Wahrheit nicht sehr fern, ein verdauendes Ferment im Magen an, dessen Zusammenhang mit einer Absonderung sie jedoch nicht erfassten, während die iatromechanische Schule die Verdauung nur als fortschreitende mechanische Zerkleinerung betrachtete. Erst Réaumur (1752) und Spallanzani (1783) stellten als das Hauptmoment der Verdauung den Magensaft fest, der ohne mechanische Beihilfe verdaut. Die saure Reaktion desselben, welche schon vor Réaumur bekannt war, wurde erst 1834 durch Prout von freier Salzsäure hergeleitet, während das Pepsin von Schwann 1836 erkannt wurde. Das ganze Verdauungsgeschäft wurde zum ersten Male in Folge einer 1823 von der Pariser Akademie gestellten Preisaufgabe von Leuret & Lasseigne und von Tiedemann & Gmelin einer klassischen experimentellen Bearbeitung unterworfen. Während die natürliche Magenverdauung von Beaumont an einem Manne mit Magenfistel 1834 sorgfältig beobachtet wurde, lehrte im gleichen Jahre Eberle künstlichen Magensaft bereiten und mit ihm künstlich verdauen. Künstliche Magenfisteln legte erst Blondlot 1843 an. Die zuckerbildende Wirkung des Speichels entdeckte Leuchs 1831.

Die Kenntniss der Vorgänge im Darm begann erst durch Cl. Bernard's Entdeckung (1848), dass der Bauchspeichel Fette verdaut, was schon Eberle behauptet hatte. Corvisart entdeckte 1857 die eiweissverdauende Wirkung dieses Sekretes welche Kühne (1867) in einem wesentlichen Punkte weiter verfolgte. Den Darmsaft lehrte erst Thiry (1865) in reinem Zustande gewinnen. Noch heute harren wichtige die Darmverdauung betreffende Fragen, namentlich die Funktion der Galle, ihrer Lösung.

Von umfassenden und fördernden Arbeiten über die gesammte Verdauung sind noch die von Frerichs (1849) und von Bidder & Schmidt (1852) zu nennen.

A. Die Mechanik des Verdauungsapparates.

Die festen und flüssigen Nahrungsmittel werden in das obere Ende des Verdauungskanals, den Mund, aufgenommen, und unterliegen, wie bei der Extraktbereitung in der Apotheke, einer Zerkleinerung und Behandlung mit lösenden und löslich machenden Flüssigkeiten, durch welche sie für die Aufnahme in die Säfte vorbereitet werden. Der gewonnene Auszug wird von den Wänden des Kanals aufgesogen und dadurch von dem unextrahirbaren Rest, dem Koth, gleichsam abfiltrirt, welcher letztere durch das untere Ende des Kanals, den After, ausgeworfen wird. Bei den Pflanzenfressern, deren Nahrung viel schwieriger extrahirbar ist als die der Fleischfresser, ist der Kanal viel länger als bei letzteren.

	Verhältniss der Kanallänge zur Körperlänge	Verhältniss der Kanaloberfläche zur Körperoberfläche
Rind (Pflanzenfresser) . . .	21 : 1	3 : 1
Schwein (Omnivor)	15 : 1	?
Katze (Fleischfresser) . . .	4,5 : 1	1,7 : 1

1. Die Vorgänge im Munde.

Für gewöhnlich, d. h. bei geschlossenem Munde, wird der Unterkiefer sammt der Zunge vom Luftdruck getragen, so dass es mehr Anstrengung kostet, den Kiefer abgezogen als angezogen zu erhalten; der Mundraum ist vorn durch die Lippen, hinten gegen den Athmungskanal durch das über die Zungenwurzel gespannte Gaumensegel luftdicht angeschlossen und hat einen negativen Druck von 2—4 mm Hg (Mezger, Donders).

Zum Saugen mit dem Munde besitzt der Mensch mehrere Hilfsmittel: 1. die Inspiration; dies ist das mächtigste Mittel, mit welchem z. B. Küfer ohne abzusetzen bis 2 Liter in eine Kugelpipette einsaugen und einen Saugdruck von 70 mm Hg ausüben können (vgl. p. 133); 2. das reine Mundsaugen, dessen Kapazität nur bis 82 ccm geht, hat dagegen grössere Kraft, bis 100—150 mm Hg; es geschieht zum Theil durch Herabziehen des Unterkiefers, für gewöhnlich aber nur durch senkrechtes Herabziehen der Zunge. Durch Wiederholung unter Verschlucken der eingetretenen Luft und ventilartigem Schluss der Zunge kann man sogar einen Saugdruck von fast einer Atmosphäre erreichen. (Auerbach.)

Sofort nach dem Ergreifen erfolgt bei festen Bissen die Zerkleinerung, das Kauen. Dasselbe beginnt mit gröblichem Zerschneiden zwischen den messerförmigen Schneidezahnreihen, hierauf folgt eine Zermalmung zwischen den höckrigen Flächen der Back-(Mahl-)Zähne. Bei den pflanzenfressenden Säugethieren sind die Backzähne für das Zermalmen des resistenten Futters meist besonders ausgestattet. Sie haben nicht blos einen oberflächlichen Schmelzüberzug, sondern sie sind schmelzfaltig, d. h. von vertikal gestellten Schmelzfalten ganz durchzogen, so dass die sich stark abnutzenden Kauflächen nach Verbrauch der oberflächlichen Schicht stets Schmelzleisten darbieten; da diese sich langsamer abnutzen als das Zahnbein, so stehen sie über das letztere hervor, und verleihen der Kaufläche eine mühlsteinartige Rauhigkeit. Bei den Omnivoren sind die vorderen Backzähne ähnlich denen der Fleischfresser, die hinteren schmelzfaltig. Die Raubthiere haben keine eigentlichen Mahlflächen an den Backzähnen, sondern die Höcker derselben sind zu scharfen Spitzen entwickelt, welche scheerenartig gegen einander wirken. — Die Eckzähne sind bei vielen Thieren zu weit hervorstehenden spitzen Haken entwickelt, welche oft als Waffe dienen. — Den Wiederkäuern fehlen die oberen Schneidezähne (der Zwischenkiefer hat keine Zahnalveolen), statt derselben wirkt das harte Flotzmaul als Widerlager.

Das Beissen geschieht durch abwechselnde An- und Abziehung des Unterkiefers senkrecht gegen den Oberkiefer, also Drehung des

ersteren um eine durch seine beiden Gelenke gehende, horizontale Axe: die Anziehung durch den Masseter, Temporalis und Pterygoideus internus, die Abziehung durch den Digastricus, Mylo- und Geniohyoideus, bei befestigtem Zungenbein (Omo-, Sterno-, Thyreohyoideus, Sternothyreoideus). Zur Zermalmung gehört eine Verschiebung der Gelenkköpfe des Unterkiefers in ihren Gelenkgruben, welche den Unterkiefer gegen den Oberkiefer nach vorn und hinten (sagittal) und nach den Seiten (frontal) verrückt; hierzu dienen besonders die Pterygoidei externi, welche den Unterkiefer nach vorn und bei einseitiger Kontraktion nach der andern Seite hin ziehen; ferner die oben genannten drei Abzieher des Kiefers, die eine nach hinten ziehende Komponente haben.

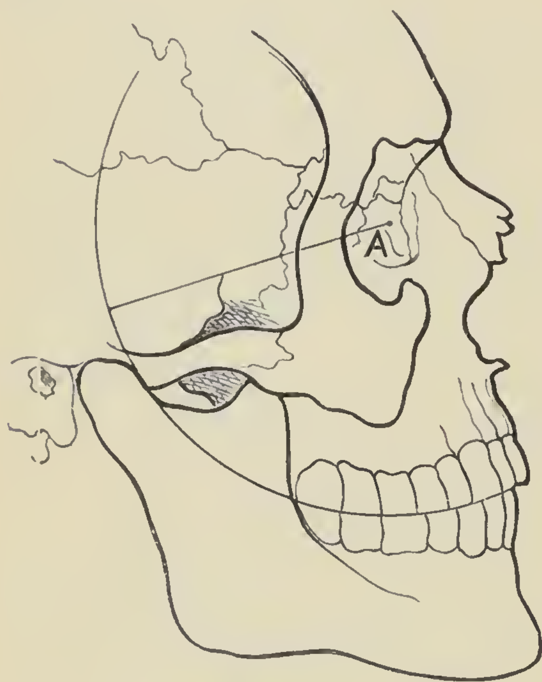


Fig. 25.

Im Profil betrachtet bilden die Mahlflächen oder Abnutzungsflächen der Zähne keine grade Linie, sondern einen Kreisbogen (s. Fig. 25), dessen Fortsetzung durch den vordersten Punkt des Gelenkkopfes geht; die Mahlflächen bilden also bei der Sagittalverschiebung eine Art cylindrischer Gelenkfläche, deren Axe frontal durch die Augenhöhlen geht; hierdurch ist erreicht, dass eine Sagittalbewegung mit schleifenden Zähnen möglich ist, ohne mit der Gestalt des Kiefergelenks (Tuberc. articulare) in Widerspruch zu treten (Graf Spee).

Von den beiden Pterygoidei wirkt der externus hauptsächlich verschiebend. Seine Insertion an der Schädelbasis (der Raumwinkel zwischen Tuber maxillae, Proc. pterygoideus und Ala magna des Keilbeins) liegt nicht wesentlich nach oben, dagegen nach innen und vorn von seiner Insertion am Unterkiefer (Grube unter dem Gelenkkopf). Er hat also keine anziehende (beissende) Komponente, sondern zieht den Unterkieferrand nach innen (d. h. nach der anderen Seite) und vorn, wobei der Kieferkopf und der Gelenkknorpel aus der Gelenkgrube auf das Tuberculum articulare vorrücken. Kontrahiren sich beide externi symmetrisch, so heben sich die Züge nach innen auf und es bleibt nur die Vorschiebung übrig. Der Pterygoideus internus hat nur eine schwache einwärts und vorwärts ziehende Komponente, und ist wesentlich wie der Masseter (dem er an der Innenseite des Unterkiefers gegenüber liegt) ein Beissmuskel. Die oben erwähnte Vorziehung des Gelenkkopfes auf das Tuberculum articulare geschieht auch beim blossen Oeffnen (Abziehen) des Kiefers, wie man leicht an sich selber fühlen kann. Nur die mässigen Oeffnungsgrade beim Sprechen sind blosse Drehungen um die Gelenkaxe.

Das Hineinschieben des Bissens oder seiner Theile zwischen die

Zahnreihen geschieht von aussen her durch die Wangen- und Lippenmuskeln, bes. den Buccinator, von innen her durch die Zunge. Letztere vermag auch, weichere Bissen durch Andrücken und Reiben gegen den harten Gaumen zu zerquetschen.

Die Zunge wird in toto durch den Genioglossus und Geniohyoideus nach vorn und unten, durch den Hyoglossus nach unten und hinten, durch den Palato- und Styloglossus nach oben und hinten gezogen. Diese Muskeln, sowie der Lingualis, durchsetzen den Zungenkörper mit vertikalen, queren und longitudinalen Fasern. Durch Kombination ihrer Kontraktionen kann er die mannigfachsten Formen annehmen: Abplattung durch Kontraktion der Vertikal- und Querfasern, Verkürzung durch Kontraktion der Längsfasern, nach oben konkave Rinne durch Kontraktion der Quer- und der inneren Vertikalfasern, Konvexität nach oben durch Kontraktion der unteren Querfasern. Die Seitwärtsbiegung erfolgt bei zurückgezogener Zunge durch den Stylo-, Hyo-, Chondro- und Palatoglossus (F. Lange), bei vorgestreckter Zunge durch den Genioglossus der anderen Seite (Schiff). Gehoben wird die Zunge durch Abplattung des Mundbodens mittels des Mylohyoideus.

Die Nerven für den Kauapparat verlaufen im Ram. maxillaris inferior trigemini, bes. seinem oberen Zweig: Crotaphitico-buccinatorius, welcher den Masseter, Temporalis, die Pterygoidei versorgt (der Ram. buccinatorius ist wesentlich sensibel, der M. buccinator wird vom Facialis versorgt); ferner im Facialis und im Hypoglossus wegen der Mitwirkung der Weichtheile. Das Centrum für die Kaubewegungen liegt im Kopfmark.

Durch das Kauen und die gleichzeitige Einspeichelung wird der formbare Brei des Bissens gebildet.

2. Das Schlucken.

Das Verschlucken des Bissens, sowie der getrunkenen Flüssigkeiten hat den Charakter der zur Fortbewegung in Kanälen sehr allgemein verwendeten Peristaltik, d. h. fortschreitende Schnürung durch die Wandmuskulatur; im Munde und Rachen ist jedoch, wegen der komplizirten Gestalt, der Vorgang weniger einfach als im Darme. Der Bissen wird zunächst auf dem vorderen Theil der Zunge, welche eine nach oben konkave Rinne bildet, durch eine von vorn nach hinten fortschreitende Anpressung derselben an den harten Gaumen fortgeschoben und gelangt hinter den vorderen Gaumenbogen. Zugleich nähert sich die Zungenwand durch die Hebung des ganzen Mundbogens und des Zungenbeins (s. unten) dem Gaumensegel, und durch Kontraktion der Musc. palatoglossi schliessen die vorderen Gaumenbogen fest der Zunge an, wodurch der Bissen von der Mundhöhle abgesperrt ist. Der weiche Gaumen bildet aber in diesem Moment, indem er

sich hebt, auch nach oben einen dichten Abschluss gegen das Cavum pharyngonasale und die Nasenhöhle; die hinteren Gaumenbögen sind dabei einander stark genähert (Mm. pharyngopalatini), würden aber doch wohl nicht zum Abschluss und zum Anschluss des Velum an die hintere Rachenwand ausreichen, wenn nicht letztere dem Velum in Gestalt eines queren Wulstes entgegenkäme (durch Kontraktion des Constrictor pharyngis superior, PASSAVANT). Die Hebung des Segels geschieht durch Kontraktion des Levator und Circumflexus palati. Die mächtigste Schluckaktion aber besteht in der Hebung des Kehlkopfs: Zungenbein und Kehlkopf werden einander genähert (Thyreohyoideus) und beide stark nach vorn und oben gezogen (Genio- und Mylohyoideus, Digastricus anterior; der Unterkiefer, welcher durch die Kaumuskeln angezogen ist, bildet den festen Halt); auch den Pharynx ziehen der Stylo- und Salpingopharyngeus nach oben; hierdurch wird die Zungenwurzel nach hinten umgebogen und sammt der Epiglottis auf den Kehlkopfeingang gedrückt, so dass der Bissen auch in den Kehlkopf nicht eindringen kann, sondern der fortschreitenden Schnü-

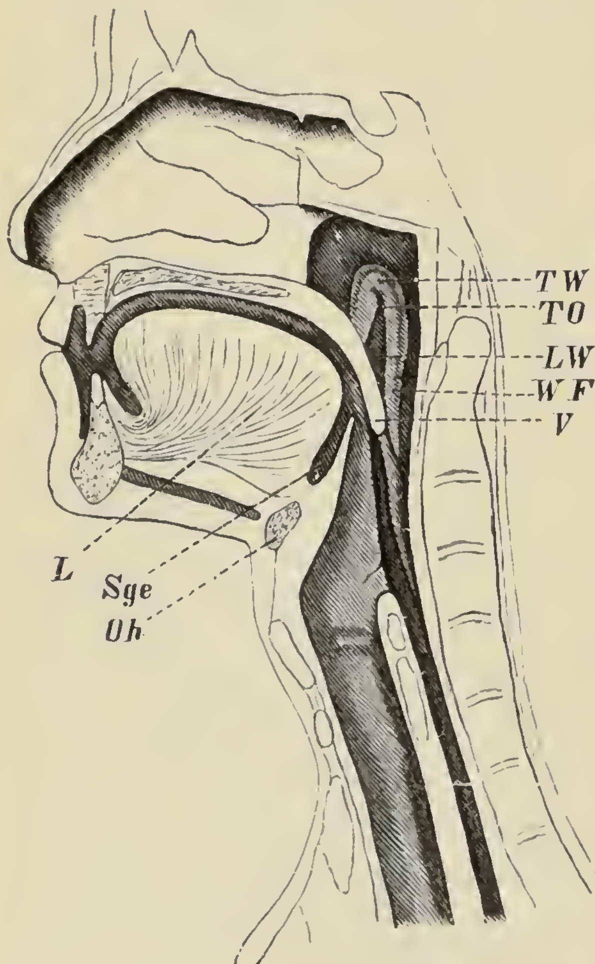


Fig. 26.

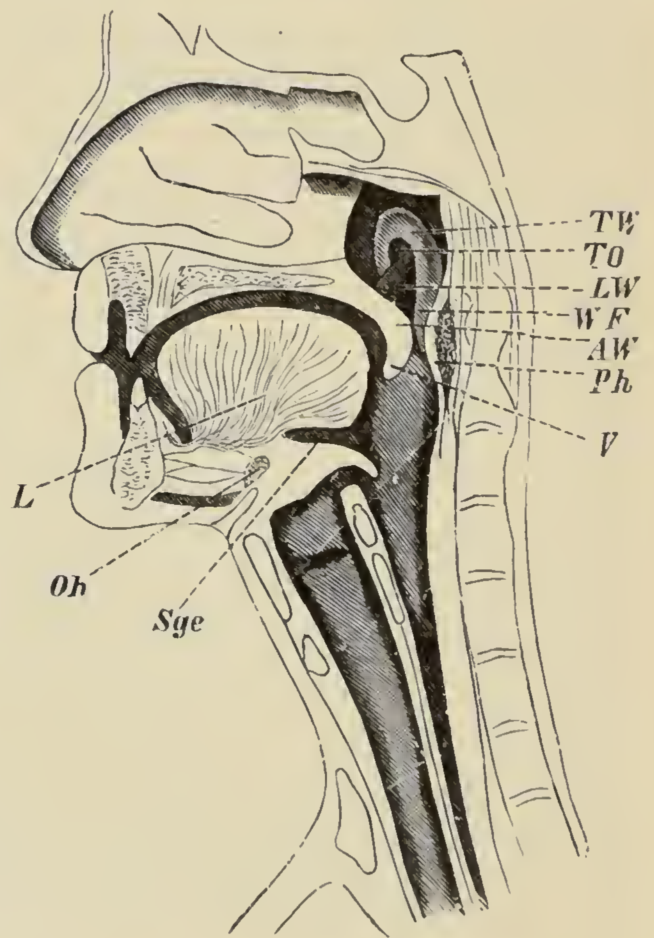


Fig. 27.

L Lingua, *V* Velum palati, *Oh* Os hyoideum, *Sge* Sinus glossoepiglotticus, *TO* Tubenostium, *TW* Tubenwulst, *WF* Wulstfalte, *LW* Levatorwulst, *AW* Azygoswulst.

rung durch die Constrictores pharyngis folgend keinen anderen Weg als in den Oesophagus hat. Beim Vorübergang an der schleimdrüsenreichen Gegend der Tonsillen wird er mit Schleim überzogen und dadurch seine Fortbewegung erleichtert.

Fig. 26 und 27 (nach HENKE, ZAUFAL und S. MAYER) stellen die Ruhe- und die hauptsächlichste Schlingstellung des Pharynx dar. In Figur 27 sieht man die Vorziehung der Zungenwurzel, den Schluss des Kehlkopfes, die Hebung des Gaumensegels, und die Bildung des PASSAVANT'schen Wulstes. Bei der Hebung des Segels findet auch Oeffnung der Tuba Eustachii (Kap. XII.) unter Veränderungen der von der Tubenöffnung ausgehenden Schleimhautwülste und Falten statt (ZAUFAL), auf welche die Figur hindeutet. Ganz genau ist der Mechanismus des Segelabschlusses nach oben und der betheiligten Muskeln übrigens noch immer nicht festgestellt.

Auch bei fehlender Epiglottis kann die Zungenwurzel den Kehlkopfeingang, wenn auch weniger sicher, schliessen. Die Tasche zwischen Zungenwurzel und Epiglottis ist beim Schlucken so vollkommen geschlossen, dass von verschluckten (gefärbten) Flüssigkeiten nichts eindringt (SCHIFF). Zum Kehlkopfverschluss soll auch eine Vorwärtsbewegung der Giessbeckenknorpel beitragen (STUART). Ausserdem schliesst sich die Stimmritze (RÉTHI). Der Eintritt des Bissens in den Pharynx wird beim Kaninchen durch eine aktive Erweiterung desselben, welche aspirirend wirkt, befördert (RÉTHI).

Die Bewegung durch den **Oesophagus** kann auf zwei Arten vor sich gehen: a) für Flüssigkeiten wesentlich **passiv**, indem die Kontraktion des Schlundkopfs den „Schluck" durch den Schlund bis in den Magen spritzt (KRONECKER mit FALK und MELTZER); b) für feste Bissen **aktiv** durch die Peristaltik der Wandmuskulatur, welche im oberen Drittel quergestreift, in den unteren zwei Dritteln glatt ist. Diese Peristaltik, welche auch beim Verschlucken von Flüssigkeiten der Durchspritzung nachfolgt, erfolgt mit so grosser Kraft, dass Hunde hölzerne Kugeln verschlucken können, welche durch Faden und Rolle mit 250—450 g belastet sind (MOSSO).

Der erstere Bewegungsmodus ist viel schneller als der letztere, wie man durch Einführung einer Schlundsonde konstatiren kann, deren unteres Ende eine nachgiebige Stelle hat, und welche mit einem Pantographen verbunden ist; beim Verschlucken von Wasser sieht man dann zwei Markirungen auftreten: die erste, welche fast gleichzeitig mit der (auf ähnliche Weise registrirten) Kontraktion des Pharynx auftritt, rührt von der direkten Hinabpressung, die zweite, etwa 7 Sekunden spätere, von der anlangenden peristaltischen Welle her. Folgen mehrere Schlucke rasch hintereinander, so tritt das peristaltische Schlucken (Nachschlucken) erst nach dem letzten ein (MELTZER). Ueber das Verhalten der **Kardia** s. beim Magen.

Innervation des Schluckens.

Die Schluckbewegung ist eine geordnete **Reflexbewegung**, welche durch Berührung der Zunge, des Gaumensegels und seiner

Umgebung, auch der Kehlkopfschleimhaut, ausgelöst wird, hauptsächlich durch den Bissen selbst; das sog. Leerschlucken ist nur ein Verschlucken von Speichel und wird nach Erschöpfung des Speichelvorraths unmöglich. Auf Berührung des Zungenrückens nimmt die Zunge sofort die Löffelform an (Wassilieff). Im Oesophagus pflanzt sich die Kontraktionswelle auch über unterbundene oder excidirte Schlundstellen hinweg fort, ein Beweis, dass die Koordination im Centralorgan und nicht durch den Zusammenhang des Rohres selbst bedingt ist (Mosso). Die Fortpflanzung erfolgt im oberen, quergestreiften Abschnitt schneller als im unteren (Kronecker & Meltzer).

Nach neueren Angaben (Kronecker & Meltzer) soll sogar die Pharynxkontraktion nicht dem eigentlichen Schlucken, sondern wie die Schlundkontraktion dem Nachschlucken angehören, und der ganze Schluckakt in fünf Tempo's zerfallen: 1. Kontraktion der Mylohyoidei und Hyoglossi (eigentlicher Schluckvorgang, welcher hinreicht, den Mundinhalt bis in den Magen zu spritzen; alles folgende ist Nachräumung), 2. Kontraktion der Schlundkopfschnürer, 3. Kontraktion des obersten, ganz quergestreiften Schlundabschnittes (Halstheil), 4. die des mittleren gemischten, 5. die des untersten glatten Abschnitts. Die Intervalle zwischen diesen Akten werden immer grösser. In jedem der genannten drei Schlundabschnitte soll die Kontraktion auf einmal in seiner ganzen Länge auftreten. Es müssten also auch ebensoviel besondere Innervationscentra existiren.

Die beim Schlucken betheiligten motorischen Nerven sind: der Hypoglossus für die Zunge, Plexus pharyngeus (gebildet vom Glossopharyngeus, Vagus-Accessorius und Sympathicus) für den Rachen, und Vagus (R. recurrens) für den Oesophagus. Der Tensor palati mollis und der Mylohyoideus werden ausserdem vom Trigeminus versorgt. Die sensiblen Fasern, welche reflektorisch das Schlingen einleiten, liegen in den Gaumenzweigen des Trigeminus, besonders aber im R. laryngeus sup. vagi (Bidder), zum Theil auch im Recurrens (Kronecker & Lüscher). Das Reflexcentrum liegt im Kopfmark (nach Marckwald beim Kaninchen oberhalb der Spitzen der Alae cinereae).

Ausser den oben angeführten Schlucken auslösenden Nerven existiren höchst wahrscheinlich auch hemmende. Hierauf deutet das oben erwähnte Verhalten des Nachschluckens bei einer Reihe von Schlucken: jeder Anfangsschluckakt bewirkt ein Nachschlucken, unterdrückt aber dasselbe, wenn es durch einen vorgängigen Anfangsschluckakt ausgelöst war. Die betr. Hemmungsnerven liegen hauptsächlich im Glossopharyngeus, dessen centrale Reizung den Schluckakt unmöglich macht, während seine Durchschneidung eine anhaltende krampfhafte Schlundkontraktion nach sich zieht (Kronecker & Meltzer).

Nach Durchschneidung der Vagi geräth der untere Schlundabschnitt in anhaltende Kontraktion (Bernard). Die hierdurch nachgewiesene Hemmungswirkung scheint aber anderer Natur zu sein als die soeben erwähnte, da bei Fröschen auch

Zerstörung der Medulla oblongata wie Durchschneidung der Vagi wirkt (Goltz). Es müsste sich also um eine peripherische Hemmung der automatischen Kontraktionen des glattmuskeligen Schlundantheils handeln. Bei manchen Thieren ist beständiges Muskelspiel des Schlundes beobachtet (Magendie u. A.).

Die reflektorisch vom Laryngeus sup. ausgelösten Schluckbewegungen sind stets von Athembewegung begleitet, auch wenn im Uebrigen aus irgend welchem Grunde Athmungsstillstand herrscht; das Schluck- und Athmungscentrum scheinen also eine innige Beziehung zu besitzen (Steiner, Marckwald).

Während des Schluckakts ist die Pulsfrequenz zuerst beschleunigt, dann verlangsamt, der Blutdruck herabgesetzt (Meltzer).

3. Die Mechanik des Magens.

Der Magen ist an seinen beiden Oeffnungen, Kardia und Pylorus, für gewöhnlich durch die sphinkterartigen Ringmuskelverdickungen geschlossen. Die Kardia öffnet sich bei jedem Schlucken (und zwar am Schlusse der peristaltischen Kontraktion, so dass die nur hinabgepressten Massen einige Zeit über der Kardia liegen bleiben müssten, Kronecker & Meltzer). Der Pylorus öffnet sich ab und zu, um eine Inhaltsportion in den Darm zu lassen. Während der Verdauung macht der Magen Bewegungen, welche wahrscheinlich sowohl das Durchkneten des Inhalts mit dem Magensaft als die Entleerung durch den Pylorus bewirken. Am Menschen sind dieselben nur höchst unvollkommen bei Magenfisteln beobachtet (Beaumont); sie fehlen während des Schlafes (Busch). Am Hunde (Rossbach; Hofmeister & Schütz) bewegt sich am lebhaftesten der an den Pförtner angrenzende Abschnitt (Antrum pylori), welcher durch eine seichte Einschnürung (Sphinkter antri) vom übrigen Magen gesondert ist. Von dieser Stelle laufen bei gefülltem Magen Kontraktionswellen gegen den Pylorus ab; auch umgekehrte Wellen, welche vielleicht festere Stücke in den Fundus zurückbefördern, sind beobachtet. Der Haupttheil des Magens ist nur mässig um den Inhalt zusammengezogen oder in schwacher Bewegung. Der leere Magen ist völlig ruhig.

Im gefüllten Zustande des Magens drängt sich die sonst nach unten gerichtete grosse Kurvatur nach vorn, durch eine passive Drehung des Magens um die durch die festen Punkte Kardia und Pylorus bedingte Axe. Verschluckte oder im Mageninhalt entwickelte Gase treten zum Theil durch die Kardia wieder aus.

Die flüssigen Bestandtheile des Mageninhalts treten schneller aus als die festen, um so schneller je wärmer sie verschluckt sind (Schüle). Der Verschluss des Pylorus ist während des grössten Theils der Magenverdauung sehr fest; erst gegen Ende lockert er sich, so dass die Kontraktionen des Antrum flüssigen Inhalt in das Duodenum spritzen können; feste Theile werden anscheinend in den Fundus zurückgetrieben. Im nüchternen Magen ist der Pylorusverschluss locker. Der Py-

torustheil zeigt beim Hunde eine fast herzartige Rhythmik (2—6 p. min.), der Kardialtheil langsamere Tonusschwankungen (Ducceschi).

Ueber die Innervation der Magenbewegung ist nur bekannt, dass Reizung der Vagi Magen- und Pyloruskontraktionen hervorbringt (nicht ganz konstant), und Durchschneidung derselben die Fortbewegung der Speisen aus dem Magen erheblich beeinträchtigt. Auch dem Sympathicus (Plexus coeliacus, Splanchnicus) wird ein Einfluss zugeschrieben. Ob diese Nerven die normalen Bewegungen bewirken oder diese nur reguliren, während sie durch Nahecentra unterhalten werden, ist unbekannt. Von beiden werden auch Hemmungswirkungen behauptet; viele Angaben widersprechen sich gegenseitig.

Beim Frosche werden nicht blos die Schlund-, sondern auch die Magenbewegungen nach Durchschneidung der Vagi oder Zerstörung der Cerebrospinalorgane sehr lebhaft (nach Contejean nur bei eröffneter Leibeshöhle, in Folge abnormer Reize), so dass ein mittels der Vagi ausgeübter Hemmungseinfluss anzunehmen ist (Goltz, vgl. p. 192f.); für diesen spricht auch, dass Reizung sensibler Nerven den Magen zur Erschlaffung bringt, aber nicht mehr nach Durchschneidung der Vagi (Morat, Wertheimer); doch stillt Vagusreizung die Magenbewegungen kaum (Doyon).

Beim Kaninchen treten auf Verschluss der Arteria coeliaca rhythmische Kontraktionen der Kardia ein, welche durch Vagusreizung gehemmt werden (Openchowsky). Aehnliche Kontraktionen sind auch am Pylorus beobachtet; durch Reizung des Splanchnicus werden sie gehemmt (Oser, Dobbert, Pawlow). Der feste Verschluss des Pylorus ist ohne Zweifel Reflex vom Magen aus. Die aktive Oeffnung wird durch Vagusdurchschneidung beseitigt (Rossbach). Reizung der centralen Enden sensibler Nerven, namentlich aber des Vagus, bewirkt Erschlaffung des Magens (Wertheimer).

Auf direkte elektrische Reizung reagirt der Pylorustheil stärker als der Fundustheil, und viel leichter bei Applikation von aussen als von der Schleimhautseite (Meltzer).

Das Erbrechen ist eine durch Magenreizung (Ueberfüllung, ätzende Substanzen, abnorme Verdauungsprodukte) oder gewisse Gifte, welche auch bei Einführung ins Blut wirken, sog. Brechmittel, hervorgerufene, von Ekelgefühl eingeleitete Entleerung des Magens nach oben. Es findet um so leichter statt, je mehr der Magen nur eine longitudinale Darmerweiterung (wie bei Fischen und Amphibien) darstellt; die Querstellung des Magens, namentlich aber starke Entwicklung des Fundus, erschwert es; deshalb brechen Raubthiere leichter als Pflanzenfresser, Kinder leichter als Erwachsene. Vögel erbrechen nur aus dem Kropf. Bei Fischen und Amphibien reicht die Magenbewegung zum Erbrechen aus (Mellinger), bei Säugethieren muss die Bauchpresse mitwirken (Magendie), jedoch kann letztere allein kein Erbrechen machen, sondern es ist aktive Betheiligung des Magens, namentlich Oeffnung der Kardia, nöthig (Schiff); Ansaugung durch den Thorax wirkt unterstützend (Lüttich). — Das Centralorgan für den Brechakt ist dem Respirationscentrum nahe verwandt (Hermann): Brechmittel verhindern das Zustandekommen der Apnoe (p. 135), und ebenso verhindert starke künstliche Respiration das Zustandekommen des Brechakts; das Brechmittel scheint also das Respirationscentrum

stark zu erregen (Hermann & Grimm). Das Erbrechen ist auch bei Injektion des Brechmittels in das Blut meist eine Wirkung centripetaler Nerven (Hermann mit Kleimann & Simonowitsch), doch giebt es anscheinend auch central wirkende Brechmittel, besonders Apomorphin. — Sehr ähnlich der Mechanik des Brechakts ist die der Ruktus (Lüttich).

Manche Thiere haben accessorische Schlund- und Magengebilde, in welchen die Zerkleinerungsarbeit oder die Einwirkung des Speichels fortgesetzt wird. Zu ersteren gehört der Kaumagen der Käfer, das Magengerüst der Krebse und der (anscheinend dem Antrum pylori entsprechende) Muskelmagen der Vögel, zu den letzteren der Kropf der Vögel und die Vormägen der Wiederkäuer. Bei letzteren gelangt nur flüssiges oder feinbreiiges (wiedergekautes) Futter direkt an das wirkliche Ende des Oesophagus, in den Blättermagen (Psalter) und den eigentlichen Drüsenmagen (Labmagen), während das grobe, nur oberflächlich durchgekaute Futter die Lefzen einer Spalte im unteren Oesophagustheil auseinander drängt und in zwei drüsenlose Säcke, den Netzmagen (Haube) und den Wanst (Pansen), fällt, um hier mit Speichel digerirt und portionsweise durch einen noch dunklen Mechanismus zum Wiederkäuen wieder in das Maul befördert zu werden. Der ganze Vorgang des Futteraufsteigens und des Wiederkäuens ist reflektorischer Natur, denn er tritt auch in tiefer Narkose ein, wenn der Pansen oder der Netzmagen gereizt werden (Luchsinger). Der ganze Mechanismus scheint dem des Erbrechens sehr nahe zu stehen.

Die accessorischen Mägen sind in der Regel drüsenlos. Dagegen hat der Muskelmagen der Vögel Drüsen, deren Sekret jedoch zu einem hornigen Ueberzuge erhärtet, welcher lediglich mechanische Bedeutung besitzt. Hühnervögel und Strausse verschlucken Steine, Glas u. dgl. behufs Zerreibung der harten Ingesta; letztere verhungern, wenn sie daran verhindert werden (Sappey). Der Kropf vieler Vögel ist reich an Drüsen, welche ein verdauendes Sekret liefern.

4. Die Darmbewegung.

Die peristaltische Darmbewegung, welche bei Warmblütern nach Eröffnung der Bauchhöhle sehr lebhaft ist, besorgt das Durchkneten und die Fortschiebung des Inhaltes; sie ist am Dünndarm bedeutend lebhafter als am Dickdarm, und besteht hauptsächlich in lokalen ringförmigen Einschnürungen, welche wellenförmig, normal anscheinend stets in der Richtung zum After, fortschreiten. Dabei verlagern sich die Darmschlingen gegen einander, kriechen gleichsam über einander hinweg, werden jedoch durch ihre mesenterielle Anheftung an Verschlingung gehindert. Die fortschiebende Wirkung auf den Inhalt soll durch eine klappenförmige Anordnung der queren Schleimhautfalten des Dünndarms in richtiger Richtung erhalten werden; sicherer ist, dass die grosse Falte an der Mündung des Dünndarms in das Coecum (Valvula Bauhini) dem Inhalt den Rücktritt aus letzterem in ersteren versperrt. Die spezielle Bedeutung des Coecums, welches besonders bei Pflanzenfressern zu mächtiger Länge entwickelt

ist, ist unbekannt, ebenso die des Wurmanhangs. In den Haustra coli bleibt der Darminhalt lange liegen, und verwandelt sich in Koth.

Die Beobachtung der natürlichen Darmbewegung ist mit grossen Schwierigkeiten verbunden. Die Eröffnung der Bauchhöhle wirkt stark verändernd ein, durch Abkühlung und Luftreiz; die gewöhnliche Ansicht, dass sie die Bewegung verstärkt, wird neuerdings bestritten, es soll vielmehr Hemmung vorherrschen (Pal). Um diese Störungen auszuschliessen, wird vielfach die Eröffnung im warmen Kochsalzbade (0,6 pCt.) vorgenommen, oder die Bauchhöhle mit der Lösung angefüllt (Sanders-Ezn u. A.), oder wenigstens der Peritonealsack uneröffnet gelassen. Bei sog. Bauchbrüchen kann man zuweilen den Darm durch die blosse Hautdecke ziemlich direkt beobachten. Ein anderes Beobachtungsmittel (für Thiere) ist die Einführung geeigneter Körper in Vella'sche Fisteln (p. 160), oder in das obere Darmende vom Magen aus; durch angehängte Fäden kann man die Fortbewegung beobachten. Sind diese Körper elastische Ballons und ist statt des Fadens ein Kautschukschlauch angeschlossen (zur Verhütung der Dehnung enthält derselbe einen Bindfaden), so kann man die Darmkontraktionen registriren, ferner durch Einspritzungen in den Schlauch den Darm absperren u. dgl. (Tappeiner).

Die gewöhnlichste Form der Darmbewegung, abwechselnde Kontraktion und Erschlaffung, erstere etwas schneller, wird häufig als „Pendelbewegung“ bezeichnet: sie erfolgt beim Kaninchen 8—10 mal (Salvioli), nach Anderen (Lüderitz, Pohl) bis 20 mal p. min. Ausserdem werden beim Hunde langsame Kontraktionen und Erschlaffungen beobachtet, welche längere Darmstrecken gleichzeitig ergreifen (Mall).

Obwohl normal antiperistaltische Bewegungen niemals vorkommen, werden solche zur Erklärung pathologischer Vorkommnisse, besonders des Kothbrechens bei Darmverschluss, von Einigen angenommen. Einfacher Darmverschluss macht übrigens, trotz starker Stauung im oberhalb angrenzenden Abschnitt, die Erscheinung nicht, es müssen Reizzustände an der Verschlussstelle hinzukommen (Kirstein). Ein ausgeschnittenes und in umgekehrter Anordnung wieder eingenähtes längeres Darmstück bewirkt antiperistaltische Inhaltsbeförderung, Erweiterung der oberen Verbindungsstelle (Kirstein, Mall) und meist den Tod; zu wirklicher Antiperistaltik ist also das Darmstück nicht befähigt.

Die Geschwindigkeit der peristaltischen Fortbewegung des Inhalts (im Dünndarm) ist an Vella'schen Fisteln gemessen worden (Fubini, Cash, Hess): sie beträgt im nüchternen Zustande 6—30, nach dem Fressen dagegen oder bei eingeführten Fremdkörpern 70—120 cm pro Stunde. Die Kraft, mit welcher eingeführte Körper fortbewegt oder festgehalten werden, wird sehr verschieden angegeben (5—10 g, Fubini, Cash; bis 228 g, Hess).

Ein Einblick in das Zustandekommen der Darmperistaltik ist noch nicht möglich, und die Ergebnisse direkter Reizversuche und dgl. theils streitig, theils nicht zu Schlüssen verwerthbar, da ausser der Muskulatur selbst, deren beide Schichten sogar in gewissem Sinne antagonistisch wirken, auch zahlreiche nervöse Elemente vom Reize getroffen werden. Die Muscularis selbst reagirt in gewöhnlicher Weise nach Art der glatten Muskulaturen auf elektrische, mechanische und

andere Reize, und kann die Kontraktion auch in sich weiterleiten. Trotzdem geschieht dies nur in sehr beschränktem Massstabe und unmöglich kann die Peristaltik auf muskulärer Leitung beruhen, da sie stets nur in einer Richtung und relativ langsam sich fortpflanzt. Die Peristaltik beruht also unzweifelhaft auf der Innervation des Darms, jedoch ist sie von den von aussen zutretenden Nerven in sofern unabhängig, als weder die Durchschneidung der mesenteriellen Nervenfäden noch Ausschneiden ganzer Darmstücke deren Peristaltik ganz aufhebt. Man nimmt daher an, dass, wie am Herzen, die Darmbewegung von eigenen Centren der Darmwand unterhalten wird, und die zutretenden Nerven nur regulatorisch eingreifen. In ersterer Hinsicht werden die gangliösen Plexus der Muscularis (Plexus myentericus, zwischen Längs- und Ringfaserschicht, Auerbach) und der Submucosa (Plexus submucosus Meissner) angesprochen. Von den zutretenden Nerven wirken verstärkend oder beschleunigend Reizung des Vagus (nicht immer, s. unten), des Plexus coeliacus und mesentericus, des Grenzstraugs, der vorderen (nach Steinach beim Frosche der hinteren) Spinalwurzeln etwa vom 6. Brustwirbel bis zu den Sakralnerven, und vieler Theile des Rückenmarks und Gehirns bis zur Grosshirnrinde, hemmend Reizung des Splanchnicus (Pflüger).

Die Darmbewegungen werden durch Sättigung des Blutes mit Sauerstoff aufgehoben, durch Erstickung und Aortenkompression (Schiff) verstärkt und sind wahrscheinlich deshalb unmittelbar nach dem Tode sehr kräftig; der sie auslösende Reiz scheint also ähnlich wie beim Athmungscentrum durch die Venosität des Blutes in den Darmgefässen bedingt zu sein (S. Mayer & v. Basch). Bei Durchleitung warmer indifferenter Flüssigkeiten durch die Gefässe bleiben ausgeschnittene Darmstücke in Ruhe, beim Aufhören der Durchströmung treten periodische Kontraktionen ein; hiernach müsste der Darm selber erregende Stoffe produziren, deren Beseitigung Ruhe macht (Salvioli). Gewisse Erscheinungen deuten ferner darauf, dass die Darminnervation in komplizirten Reflexen besteht. So ist z. B. das Duodenum in Ruhe, so lange der Pylorus geschlossen ist, und bewegt sich stark kurz vor dessen Oeffnung, also nicht durch den übertretenden Inhalt; dies deutet auf Hemmung und Erregung vom Magen aus (Rossbach).

Der Splanchnicus ist zugleich der vasomotorische Nerv des Darms (p. 100); seine Reizung bewirkt also eine Verminderung des Blutzuflusses, welcher möglicherweise die Hemmung der peristaltischen Bewegungen durch Abhaltung von im Blute enthaltenen Reizen erklären könnte (v. Basch); jedoch wirkt schwache Splanchnicusreizung hemmend, ohne die Gefässe zu verengen (van Braam-Houckgeest). —

Die Wirksamkeit der Vagusreizung wird bestritten, oder von Magenkontraktionen abgeleitet, welche Mageninhalt in den Darm treiben (van Braam-Houckgeest). Wahrscheinlicher ist, dass die Unregelmässigkeit der Vaguswirkung von der Mitreizung in ihm enthaltener Hemmungsfasern herrührt (Bechterew & Mislawski; nach diesen Autoren enthält umgekehrt der Splanchnicus auch excitirende Fasern). Auch anderweite Hemmungswirkungen auf den Darm, z. B. Bloslegung (p. 196), Opiumwirkung, sollen die Vagusreizung unwirksam machen (Pal & Berggrün). Nach Ehrmann soll der Vagus die Ringfasern erregen, die Längsfasern hemmen, der Splanchnicus umgekehrt die Längsfasern erregen und die Ringfasern hemmen (bestritten von Langley; Courtade & Guyon finden die gekreuzte Wirkung grade umgekehrt). Nach Langley & Anderson wird der Dickdarm durch Lumbarnerven hemmend, durch Sakralnerven motorisch innervirt.

Von den vielen beobachteten Einflüssen auf die Darmbewegung soll hier Folgendes erwähnt werden. 1) Im Hungerzustande und während der Nacht ist der Darm in Ruhe, Mahlzeiten rufen nach kurzer Zeit ($^1/_4$ Stunde) Bewegungen hervor, besonders Genuss kalten Wassers (Cash, Rossbach). 2) Abkühlung des Körpers oder Darms vermindert die Bewegung, unter 19° (nach Andern 7°) hört sie auf. Erwärmung wirkt verstärkend, jedoch bei 39° (für Kaninchen) hemmend; dass Hemmung und nicht Lähmung die Ursache ist, wird daraus geschlossen, dass bei 42,5° wieder Bewegung eintritt (Bókai). 3) Viele Substanzen wirken ebenfalls stark ein, sowohl vom Darmlumen als auch von der äusseren Darmfläche aus. Nikotin macht starke Kontraktionen und tetanischen Krampf, auch dann, wenn es in eine Darmarterie eingeführt wird. Atropin wirkt umgekehrt lähmend. Feste Kalisalze bewirken örtlich beschränkte, Natronsalze ausgebreitetere Kontraktion (Nothnagel). Beschleunigend wirken auch gewisse normale Bestandtheile des Darminhalts, namentlich die Galle (Fubini) und die Darmgase (Bókai). Eine Aufklärung über die Wirkungsweise dieser Agentien (ob muskulär, nervös, direkt, reflektorisch) ist noch nicht erreicht. Ueber Abführmittel s. unten.

5. Die Kothentleerung.

Der im Dickdarm gebildete Koth (s. unten) scheint erst kurz vor seiner Entleerung in den Mastdarm einzutreten und dadurch den Stuhldrang zu bewirken. Er wird dann durch den Tonus des glatten Sphincter ani internus und des quergestreiften Sphincter externus, sowie durch den ebenfalls das Rectum umschlingenden Levator ani zurückgehalten (Henle, Budge). Die Entleerung (Defäkation) geschieht in meist 24stündigen Intervallen unter Erschlaffung der Sphinkteren und Kontraktion der Mastdarmmuskulatur; die Bauchpresse (p. 131) wirkt unterstützend, ebenso die Kontraktion des Levator ani, welche den Mastdarm komprimirt, und durch Anspannung der Fascia pelvis der Bauchpresse einen Widerhalt giebt.

Der Verschluss und die Entleerung des Mastdarms sind reflektorische Akte, welche im Lendenmark (s. Cap. XI.) ihr Centrum haben, aber durch den Willen wesentlich modifizirt werden. Nach Isolirung des

Lendenmarks vom übrigen Centralnervensystem treten beim Hunde rhythmische Sphinkterkontraktionen ein (Goltz).

Hinsichtlich des peripherischen Nervenverlaufs wird angegeben, dass die Längsmuskulatur des Mastdarms von den Nn. erigentes (vgl. Kap. XIII.), die Quermuskulatur vom Plexus hypogastricus und dem Gangl. mesentericum post. versorgt wird (Fellner); jede dieser Nervengattungen soll ferner die antagonistische Muskulatur hemmen (vgl. oben).

Die Abführmittel wirken nach den Einen (Moreau) durch gesteigerte Sekretion von Flüssigkeiten in den Darm, nach Andern (Thiry, Radziejewski) durch beschleunigte peristaltische Bewegung, durch welche der Darminhalt an vollständiger Resorption gehindert, und daher reichlich und flüssig entleert wird. Manche Abführmittel erhöhen auch die Kraft der Peristaltik (p. 196) (Brandt & Tappeiner). Die salinischen Abführmittel, deren Wirksamkeit von ihrem endosmotischen Aequivalent abhängt (Buchheim), und welche umgekehrt Verstopfung machen, wenn sie in die Gefässe injicirt werden (Aubert), wirken hauptsächlich durch Retention von Wasser im Darm (Buchheim).

B. Der Chemismus der Verdauung.

1. Die Magenverdauung.

Im Munde werden die Speisen zwar mit dem Speichel gemischt, verweilen aber zu kurze Zeit, um eine merkliche Einwirkung desselben zu erleiden. Die eigentliche Verdauung beginnt also erst im Magen. Hier findet hauptsächlich die Einwirkung des Speichels und des Magensaftes auf die verschluckte Nahrung statt. Diese Wirkungen sind theils am Mageninhalt selbst, bei pathologischen oder künstlichen Magenfisteln, theils durch künstliche Verdauungsversuche mit Speichel, Magensaft oder sauren Aufgüssen von Magenschleimhaut (p. 153) beobachtet. Sie bestehen in Folgendem:

1. Lösliche Nahrungsbestandtheile (Zucker, Salze etc.) werden gelöst; von stark saurem Magensaft können auch Knochenerden gelöst werden.

2. Das Ptyalin des verschluckten Speichels (bei manchen Thieren auch das Sekret der Kardialdrüsen, p. 152) verwandelt die Stärke, besonders die gequollene (Kleister), in Zucker. Näheres p. 23. Die Wirkung des Speichels wird mit zunehmender Temperatur schneller; die im Magen herrschende Körpertemperatur ist am günstigsten.

Schwach saure Reaktion (der Magensaft wird durch Speichel und Ingesta verdünnt) ist nicht allein unschädlich, sondern sogar förderlich, stärker saure (über 0.07 pCt. Salzsäure, Ewald & Boas) dagegen hindernd; der Peptongehalt befördert die Zuckerbildung (Ellenberger & Hofmeister, Nylén, Chittenden & Ely).

3. Der saure Magensaft löst durch sein Pepsin unlösliche oder geronnene Eiweisskörper bei Körpertemperatur

auf. Die Lösungen, sowie das schon gelöst zugeführte Eiweiss, werden weiterhin chemisch verändert; das Eiweiss wird zunächst durch Neutralisation fällbar, d. h. in ein Säurealbuminat (Syntonin) verwandelt; endlich verliert es diese Fällbarkeit, sowie diejenige durch eine Anzahl Metallsalze und durch Alkohol, und ebenso die Koagulirbarkeit durch Hitze und Mineralsäuren. Es wird dünnflüssig und leicht durch thierische Membranen dringend. In diesem Zustande heisst das modifizirte Eiweiss Pepton.

Neuerdings sind die Zwischenprodukte aus dem Säurealbuminat vor dem Uebergang in Pepton genauer untersucht worden (Kühne & Chittenden, Schmidt-Mülheim u. A.). Sie werden als Albumosen bezeichnet, sind schwerer löslich als die Peptone, und zum Theil durch Salzzusatz aus ihren Lösungen fällbar, ebenso durch die meisten eiweissfällenden Agentien. Mit den Peptonen haben sie die Biuretreaktion (p. 35) gemeinsam. Das Magenpepton wird zum Unterschied von weiteren, durch Pankreasverdauung (s. unten) entstehenden Spaltungsprodukten als Amphopepton bezeichnet.

Die Auflösung geschieht bei Kasein und Fibrinflocken am leichtesten, schwerer bei Muskelfasern, am schwersten bei Albumin, gleichgültig ob gekocht oder gelöst. — Der günstigste Säuregrad ist derjenige, welcher für sich allein am schnellsten aufquellend wirkt; die Quellung ist für die Pepsinverdauung wesentlich; mechanische Behinderung durch Umschnüren hindert auch letztere; der günstigste Säuregrad für Fibrin ist 0,86—0,88 p. mille HCl (Brücke). Statt der Salzsäure wirken auch andere Säuren, aber langsamer. Wiederauswaschen der Säure verhindert die Pepsinwirkung (Ellenberger & Hofmeister). — Die Pepsinmenge beschleunigt die Verdauung bis zu einem gewissen Maximum. — Die günstigste Temperatur liegt bei 35—50°, doch findet Verdauung noch zwischen 10 und 60° statt, bei Kaltblütern zwischen 0 und etwa 40° (Optimum für den Hecht 20°). Durch Erhitzen über 60° wird das Ferment zerstört; trocken verträgt es weit über 100°. — Das Pepsin wird bei der Verdauung nicht verbraucht, sondern kann bei Zusatz neuer Säure immer neue Fibrinmengen verdauen.

Sowohl die Speichel- wie die Magensaftwirkung ist mit Wärmeentwicklung verbunden (Maly).

Die Fortschritte der Pepsinwirkung werden am genauesten durch sog. Pepsinproben festgestellt. z. B. durch Vergleichung der festen Rückstände vor- und nachher (Bidder & Schmidt), durch Bestimmung der durch ein Filter, welches das Verdauungsgemisch enthält, abtropfenden Lösungsmengen (Grünhagen), durch Tinktion des Eiweissstoffes und Beobachtung des Farbstoffübergangs in die Lösung (Grützner). Ob das Verweilen im Magen zur Peptonisirung hinreicht, ist unbekannt.

Auch in Pflanzen werden hie und da eiweissverdauende Enzyme gebildet, so in der Carica papaya das dem Trypsin nahestehende Papayotin, ferner in dem sauren Sekret der insektenfressenden Pflanzen (Drosera u. A.) ein pepsinartiger Stoff.

4. Der saure Magensaft löst durch das Pepsin auch Leim und leimgebendes Gewebe auf, und verwandelt sie in einen nicht gelatinirenden, leicht diffundirenden Körper (Leimpepton). Diese Umwandlung geschieht viel schneller als die sonst ähnliche durch die Säure allein. Auch Elastin wird, wenn auch schwierig, gelöst (Etzinger, Horbaczewski).

5. Der Magensaft bringt, gleichgültig ob sauer oder neutralisirt, Milch zur Koagulation; das gefällte Kasein wird dann wie jeder Eiweisskörper verdaut und peptonisirt. Die fällende Substanz ist ein besonderes Ferment, das Labferment (p. 151).

Die Bedeutung der Milchgerinnung wird in der dadurch bewirkten Verlängerung der Aufenthaltszeit und dadurch ermöglichten Pepsinwirkung gesucht, da Flüssigkeiten den Magen schnell verlassen (p. 193).

6. Trauben- und Milchzucker werden durch Magensaft (durch ein besonderes, noch nicht isolirtes Ferment, Hammarsten) in Milchsäure verwandelt (was aber zu langsam geschieht, um für die Milchkoagulation in Frage zu kommen). Rohrzucker wird invertirt (Leube).

7. Cellulose, namentlich die jüngeren und weicheren Formen, wird im Magen von Pflanzenfressern, namentlich im Pansen der Wiederkäuer, aufgelöst (Hofmeister); das Produkt ist noch nicht bekannt.

8. Fette werden zu einem kleinen Theil schon im Magen hydrolytisch gespalten (Cash, Ogata); in grösserem Umfang geschieht dies erst im Darm (s. unten).

Die Fermente des Speichels und Magensaftes sind wahre Enzyme (p. 38) und werden daher durch Karbolsäure, Salicylsäure, arsenige Säure in ihrer Wirkung nicht gestört. Die meisten auf Organismen beruhenden Gährungs- und Fäulnissprozesse werden im Gegentheil durch den Magensaft, anscheinend durch dessen Säure, unterbrochen.

Jedoch sind einige mehr nebensächliche der oben genannten Prozesse, namentlich die Zucker- und Celluloseverdauung, anscheinend organisirten Fermenten zuzuschreiben. Manche halten die antiputride und desinfizirende Wirkung des Magens für dessen Hauptfunktion, da die verdauenden Wirkungen auch der Darmsekretion eigen sind.

Die Selbstverdauung des Magens wird nach den Einen durch die Resistenz seines Epithels (Keratin ist nicht verdaulich) oder durch einen spezifischen Widerstand des lebenden Protoplasma (Fermi), nach Anderen durch das cirkulirende alkalische Blut verhindert; nekrotische

Schleimhautstellen sind der Verdauung zugänglich, welche schliesslich die ganze Wand durchbohrt (sog. rundes Magengeschwür).

Dass das Bein eines lebenden Frosches in Magensaft verdaut wird (Frenzel), spricht nicht gegen die zweite Erklärung, da der Frosch relativ blutarm ist; wird die Milz bei erhaltener Cirkulation in den Magen des gleichen Thieres invaginirt, so wird sie nicht verdaut (Viola & Gaspardi).

Neben der Verdauung findet nachweisbar auch Aufsaugung durch die sehr reichen Blut- und Lymphgefässe der Magenwand statt. Der in den Darm tretende saure, meist dünne Brei heisst Chymus; doch treten auch feste Stücke über.

2. Die Darmverdauung.

Die Beobachtung der Darmverdauung geschieht, abgesehen von Versuchen mit den Darmsekreten und -Extrakten (p. 160), also durch künstliche Darmverdauung, hauptsächlich durch Benutzung von Darmfisteln am Menschen (liegt die Fistel im Bereich des Dickdarms, so nennt man sie widernatürlichen After), aus welchen man Darminhalt entnehmen und in die man zu verdauende Körper in Tüllsäckchen einführen und wieder herausziehen kann; liegt die Fistel weit unten, so kann man sie zur Injektion von Substanzen benutzen, deren Veränderungen am Koth untersucht werden.

Im Darm kommt der saure Chymus mit durchweg alkalischen Sekreten in Berührung, nämlich mit Galle und Pankreassaft im Duodenum, mit Darmsaft im ganzen Darm. Dies muss zunächst eine Umwandlung der Reaktion zur Folge haben, welche in der Mitte des Dünndarms meist vollendet ist. Bei Pflanzenfressern ist die Alkalescenz stärker als bei Fleischfressern (Moore & Rockwood). Von Verdauungsvorgängen ist Folgendes bekannt:

1. Die Galle, welche den Darminhalt gelb färbt, unterbricht zunächst die weitere Wirkung des noch vorhandenen Pepsins (Bernard), anscheinend durch Bildung eines Niederschlages aus Eiweiss- und Gallenbestandtheilen, welcher das Pepsin mit niederreisst (p. 38), und ausserdem durch Verhinderung der zur Magenverdauung erforderlichen Quellung (Brücke, Hammarsten).

Die viel untersuchte Ursache jener Fällung ist noch nicht genügend festgestellt. Auch Eiweiss wird durch Galle gefällt, namentlich durch Taurocholsäure. Dagegen werden die Peptone durch Gallensäuren nicht gefällt: der entstehende Niederschlag besteht lediglich aus den Gallensäuren selbst (Maly & Emich). Im Magen des Hundes wird durch mit der Schlundsonde eingeführte oder aus einer Magen-Gallenblasenfistel eintretende Galle die Verdauung nicht gestört (Dastre, Oddi).

Die Bedeutung dieser Wirkungen der Galle ist noch völlig unbekannt. Ebensowenig kann damit die Rolle der Galle im Darm erschöpft sein. Ihre verdauenden Wirkungen (Zuckerbildung aus Stärke bei einzelnen Thieren) sind höchst un-

bedeutend. Ueber antiputride Wirkungen der Galle s. unten, über Beziehungen zur Aufsaugung p. 209 f.

2. Der Bauchspeichel (sowie die alkalischen Extrakte des Pankreas, vgl. p. 158) hat folgende verdauenden Einwirkungen:

a) Gequollene Stärke wird durch ein sehr kräftiges diastatisches Ferment in Dextrin und Zucker verwandelt (Bernard), also die Wirkung des Speichels im Darme fortgesetzt.

b) Geschmolzene und flüssige Fette (Oele) werden sofort emulgirt (eine Eigenschaft, welche in geringem Grade auch der Galle zugeschrieben wird), und theilweise zu Glycerin und Fettsäure gespalten, so dass bei Butterfetten saure Reaktion auftritt (Bernard). Auch andere Ester werden gespalten (Nencki). Bei der Emulgirung sind die gebildeten Fettsäuren und deren Alkalisalze (Seifen) wesentlich betheiligt (Brücke, Gad, G. Quincke).

c) Milch wird wie vom Magensaft durch ein Labferment vor der Verdauung koagulirt (Roberts, Edkins).

d) Eiweisskörper, theilweise auch Leim, werden, und zwar abweichend von der Magenverdauung bei alkalischer Reaktion, aufgelöst und in Peptone verwandelt (Corvisart). Letztere werden theilweise weiter gespalten, wobei im Falle des Eiweiss Leucin und Tyrosin (Kühne), Asparaginsäure und Glutaminsäure (Radziejewski & Salkowski, v. Knieriem), Xanthin und Sarkin (Salomon), Cystin (Külz), auch Ammoniak (Hirschler), auftreten.

Die bisher genannten Verdauungswirkungen des Pankreassaftes werden durch antiseptische Mittel nicht verhindert, beruhen also auf (hydrolytischen) Enzymen; diejenigen des Bauchspeichels sind isolirbar (Danilewski, Paschutin), namentlich das eiweissverdauende Ferment, das Trypsin (Kühne).

Ausserdem aber tritt im Darm, und ebenso bei Verdauungsversuchen mit Pankreassaft und Pankreassubstanz, noch eine weitergehende faulige Zersetzung von Eiweiss und Leim unter Entwicklung von Fäulnissorganismen auf (Nencki). Dieselbe liefert Indol (Kühne), Skatol (Nencki & Brieger), Phenol (Baumann), flüchtige Fettsäuren, Gase (Wasserstoff, Grubengas, Stickstoff, Kohlensäure); die erstgenannten Produkte (vgl. p. 25 f.) haben intensiven Kothgeruch. Diese Fäulniss findet nach der gewöhnlichen Ansicht im Darm normal nur in geringem Umfange statt, in weit grösserem, wenn die Galle durch Fisteln oder Gangunterbindung ferngehalten wird, so dass man der Galle eine antiputride Funktion zuschreibt; ausserdem wirkt jedenfalls

die Resorption der Verdauungsprodukte beschränkend auf deren weitere Zersetzung. Die Taurocholsäure hindert schon in grossen Verdünnungen die meisten Fäulniss- und Gährungsprozesse (Maly & Emich). Jedoch wird von anderer Seite (Röhmann) bestritten, dass bei Gallenfistelthieren der Koth ungewöhnlich faulig rieche und eine stärkere Eiweisszersetzung im Darm stattfinde.

Wie bei der Pepsinverdauung wird auch durch Trypsin zuerst Albuminat (hier Alkalialbuminat), dann Albumosen gebildet. Das zuerst gebildete Pepton (Amphopepton) ist dem Magenpepton analog, spaltet sich aber weiter in zwei verschiedene, den Eiweisskomponenten (p. 36) entsprechende Peptone, das Hemipepton und Antipepton (Kühne). Nur das Hemipepton, welches die Millon'sche Reaktion zeigt, wird weiter in Amidosäuren gespalten. Das Antipepton giebt nur Biuretreaktion und ist mit Fleischsäure (p. 32) identisch (Siegfried).

Leimgebendes Gewebe (Kollagen) wird durch Trypsin nicht gelöst, wohl aber Leim, welcher eine den Albuminosen entsprechende „Gelatose" und dann Leimpepton liefert. Angaben über weitere Spaltung in Leucin, Glykokoll und Ammoniak sind bestritten. Elastin löst sich mit Trypsin unter Bildung einer Elastose, aber keines Peptons (Kühne).

Die Pankreasfäulniss, welche sich durch antiseptische Mittel unterdrücken lässt, liefert auch einen durch Chlorwasser violett bis rosenroth sich färbenden noch unbekannten Körper, eine Reaktion, welche auch die zersetzte Pankreassubstanz giebt (Tiedemann & Gmelin). Je mehr Skatol bei der Fäulniss gebildet wird, um so weniger Indol tritt auf (Tappeiner). Aehnliche Zersetzungen wie mit Pankreas erleidet das Eiweiss auch in manchen Käsen, ferner beim Schmelzen mit Kali (künstliche Fäces). Im foetalen Darme findet keine Fäulniss statt. Im langen Darm der Pflanzenfresser ist die Fäulniss sehr ausgiebig; daher der hohe Gehalt des Harnes an Indoxylschwefelsäure (p. 165), und vielleicht auch zum Theil die Hippursäureausscheidung (p. 164). Bei Darmverschlüssen des Menschen treten ähnliche Folgen ein. — Auch wenn der Darm bakterienfrei ist, enthält der Harn Phenol, Indol, Skatol etc., welche also noch andere Bildungsstätten haben müssen (Baumann u. A.).

Exstirpation des Pankreas stört, wie nach dem Gesagten leicht begreiflich ist, die Fett- und Eiweissverdauung in hohem Grade, der Koth wird namentlich fettreich. Ausserdem tritt aber Leberverfettung und hochgradiger Zuckergehalt des Harns auf (v. Mering & Minkowski), zwei noch unerklärte Erscheinungen.

3. Das Sekret der Brunner'schen Drüsen enthält zwar Pepsin (p. 160), doch würde dasselbe wegen der Galle nicht wirken können; daneben diastatisches Ferment. Die Bedeutung dieser Drüsen ist noch in Dunkel gehüllt.

4. Das Sekret der Lieberkühn'schen Drüsen, der sogen. Darmsaft (p. 159), ist in seiner Wirkung wegen der einander widersprechenden Angaben ebenfalls noch nicht übersehbar. Der Dickdarmsaft, welcher am wenigsten untersucht ist (Vella'sche Fistel, Klug & Korek; Glycerinextrakte der Schleimhaut, Eichhorst), scheint

überhaupt keine Verdauungswirkung zu besitzen. Dasselbe gilt vom Dünndarmsaft der Ziege (K. LEHMANN), und wird auch für die Schleimhautextrakte der anderen Thiere behauptet (FRICK, GLINSKY). Dagegen werden für denjenigen des Hundes (und des Schafes, PREGL) folgende Wirkungen angegeben, jedoch auch bestritten: a. Zuckerbildung aus Stärke (SCHIFF u. A.), Invertirung von Rohrzucker (VELLA); b. Emulgirung und Spaltung von Fetten (SCHIFF u. A.); c. Verdauung von Fibrin bei alkalischer (THIRY) oder saurer Reaktion (MASLOFF); auch Verdauung von Albumin (VELLA); d. Koagulirung und Verdauung von Milch (VELLA).

Von anderen Verdauungsvorgängen im Darm sind noch folgende zu erwähnen. Bei Pflanzenfressern wird ein Theil der genossenen Cellulose verdaut (wahrscheinlich in Zucker verwandelt, vgl. auch p. 201), ebenso die zur Hippursäurebildung führenden Kutikularsubstanzen; auch beim Menschen erscheint die genossene Cellulose nicht vollständig im Koth wieder (HENNEBERG & STOHMANN, WEISKE). Das verdauende Sekret soll der Pankreassaft sein (SCHMULEWITSCH); jedoch gilt dies wenigstens für das Pferd nicht (HOFMEISTER). Rohrzucker wird durch den Darmsaft (PASCHUTIN) in Traubenzucker verwandelt, und die Milchsäurebildung aus Traubenzucker fortgesetzt. Unter abnormen Verhältnissen kommt auch alkoholische, häufiger Buttersäuregährung (vgl. unten, Darmgase) und bei Pflanzenfressern eine Grubengas liefernde Gährung vor; letztere namentlich im Pansen und im Dickdarm (TAPPEINER); diese beiden Gährungen rühren von Organismen her. Salze mit organischen Säuren werden im Darm ganz oder theilweise in kohlensaure Salze umgewandelt (MAGAWLY). Auch die bei der Fettzersetzung gebildeten Fettsäuren oxydiren sich zum Theil zu flüchtigen Fettsäuren, die zusammen mit dem übelriechenden Produkt der Pankreasverdauung dem Darminhalt den eigenthümlichen Kothgeruch verleihen. Die gepaarten Gallensäuren werden im Darm vermuthlich durch den pankreatischen Saft hydrolytisch gespalten in Glykokoll resp. Taurin, und Cholalsäure, welche zum Theil in Anhydridform (Choloidinsäure, Dyslysin) in den Koth übergeht.

Aus dem Gesagten ergiebt sich, dass die Darmverdauung noch sehr wenig aufgeklärt ist. Namentlich ist auch die Bedeutung des Coecum und des Proc. vermiformis noch vollständig unbekannt. Der Magenverdauung gegenüber bietet der Darm als neu hinzukommendes Moment die Verdauung der Fette. Die Verdauung der Stärke und der Eiweisskörper wird in veränderter Weise weiter fortgesetzt. Eine voll-

ständigere Kenntniss ist mehr von der Untersuchung des Darminhalts als von den Ergebnissen künstlicher Verdauung mit den einzelnen Sekreten zu erwarten.

Auch bei ausgeschaltetem Magen, d. h. bei Einführung der Nahrung unterhalb des Pylorus, findet ausgiebige Verdauung von Eiweiss und Fleisch statt (Ogata).

Neben den Verdauungsprozessen geht die Resorption im Darme einher, welche die von vornherein löslichen und die durch die Verdauung resorbirbar gemachten Nährstoffe in die Blut- und Chylusgefässe überführt (Näheres s. unten sub II.). Im Dickdarm scheint sogar keine Verdauung, sondern nur Resorption stattzufinden, hauptsächlich von Wasser. Die fortschreitende Resorption dickt den Darminhalt immer mehr ein, und verwandelt ihn in Koth.

3. Die Exkremente und die Darmgase.

Der durch die Resorption eingedickte Darminhalt bildet in der Flexura sigmoidea die Exkremente (Koth, Faeces). Dieselben bestehen neben Wasser und Salzen: 1. aus den unverdaulichen, oder wegen zu grosser Menge nicht verdauten Nahrungsresten, z. B. Cellulosegebilde, Muskelfasern, elastische Fasern, Hornsubstanzen (Mundepithel, bei Thieren häufig Haare), Stärkekörner, Fetttropfen; 2. aus den unresorbirbaren Resten der Verdauungssäfte, namentlich Schleim, Gallensäureanhydride (vgl. p. 205), Gallenfarbstoffe, welche den Koth braun oder grünlich färben, Cholesterin (nach v. Bondzynski Koprosterin, $C_{25}H_{44}O$; auch das Exkretin von Marcet scheint dem Cholesterin nahe zu stehen); 3. aus im Darm gebildeten Zersetzungsprodukten, besonders Indol, Skatol (die wesentlich den Kothgeruch bedingenden Substanzen), flüchtige Fettsäuren; 4. zahlreichen Bakterienformen (Nothnagel). Die Reaktion ist meist sauer, oft neutral oder alkalisch; die Menge in 24 Stunden beträgt im Mittel 130 g.

Die Darmgase bestehen am Ende des Dickdarms aus Stickstoff, Kohlensäure (p. 120), Wasserstoff (jedenfalls durch Buttersäuregährung), Grubengas (p. 205) und Spuren von Schwefelwasserstoff.

Nach neueren Beobachtungen (Hermann mit Blitstein, Ehrenthal und Berenstein; Voit) kann auch der Darm für sich Exkremente bilden. Ein ringförmig in sich vereinigtes, aus der Darmkontinuität herausgetrenntes Darmstück füllt sich mit einer kothartigen Masse. Ferner bilden hungernde Thiere auch dann Koth, wenn die Galle ferngehalten wird. Der Ursprung dieser Kothbildung scheint in reichlicher Epithelabstossung zu liegen; die Epithelien werden durch die Bakterien zerstört. Bei Anus praeternaturalis zeigt das untere Darmstück einen aus Epithelien bestehenden dicken Belag. Die hieraus hervorgehende reichliche Produktion von

Epithelien (vgl. auch p. 160) scheint hauptsächlich von den Lieberkühn'schen Drüsen auszugehen, deren Zellen Kerntheilungen zeigen (Heidenhain). Jedenfalls liefert auch normal der Darm einen wesentlichen Beitrag zu den Exkrementen.

4. Natur und Bedeutung der chemischen Verdauungsprozesse.

Die Zerkleinerung, Emulgirung (bei Fetten) und Auflösung der Nährstoffe sind unverkennbar Vorbereitungen für deren Aufnahme in die Säfte; ebenso deutlich ist die gleiche Bedeutung der chemischen Umsetzungen bei der Verdauung, denn sie verwandeln unlösliche in lösliche, schwer diffundirende in leicht diffundirende Substanzen.

Der chemische Charakter aller digestiven Umsetzungen ist die hydrolytische Spaltung (Hermann, vgl. p. 14f.), so dass sich die Wirkung aller Verdauungsenzyme durch Kochen mit Mineralsäuren ersetzen lässt. Höchstwahrscheinlich erfüllen diese Spaltungen zwei Aufgaben (Hermann): erstens Verkleinerung der Moleküle, wodurch im Allgemeinen Löslichkeit und Diffundirvermögen gefördert werden; zweitens Sortirung gewisser Ingredientien für die Assimilation (vgl. IV.).

Die Verdauungsenzyme werden durch Wärme zerstört, und zwar Trypsin bei 50°, Pepsin bei 65° (vgl. auch p. 200), Ptyalin bei 75° (Biernacki).

II. Die Aufsaugung (Resorption).

1. Die Aufsaugung durch die Digestionsschleimhaut.

Die gelösten und verdauten Nahrungsbestandtheile werden von der Wand des Magens und des Darmes aufgenommen und gehen theils in die Blut-, theils in die Lymph- (Chylus-) Gefässe derselben über. Durch Reichthum an beiderlei Gefässen, ferner durch besondere anatomische Einrichtungen, ist die Darmwand spezifisch für die Aufsaugung ausgestattet. Die letzteren bestehen: 1. in einer beträchtlichen Vergrösserung der aufsaugenden Fläche, durch Ausstülpungen, die Dünndarmzotten*), 2. einer eigenthümlichen Beschaffenheit des Darmepithels (s. unten), 3. grossem Reichthum an retikulärem Gewebe (s. unten sub III. 2.).

Die Existenz einer Aufsaugung durch den Verdauungsschlauch ergiebt sich aus den einfachsten Thatsachen der Ernährung. Ein direkterer Nachweis erfolgt durch das Auftreten genossener leicht nachweisbarer Stoffe (Jodkalium, Ferrocyankalium) im Harn etc., durch die Allgemeinwirkung verschluckter Gifte u. s. w. Die Schnelligkeit dieser Wirkungen beweist sofort, dass die wesentlichsten Antheile der

---

*) Nach Heidenhain's Schätzung ist die wahre Oberfläche von 1 qcm Dünndarmschleimhaut (2500 Zotten) = 23 qcm.

genannten Aufsaugungen auf die Blutgefässe des Magens und Darms kommen, denn in den Lymphgefässen ist die Fortbewegung sehr langsam. Dass aber auch die Lymphgefässe sich wesentlich betheiligen, ergiebt sich vor Allem aus dem Milchigwerden des Inhalts der Chylusgefässe, der Cysterna chyli und des Ductus thoracicus durch Fettverdauung, ferner in dem Nachweis resorbirter Salze u. dgl. in diesem Inhalt, am besten in demjenigen der feinen Chylusgefässe des Mesenteriums (weil in den Ductus thoracicus auch indirekt durch das die Mesenterialdrüsen durchströmende Blut solche Stoffe gelangen könnten). Die aus theoretischen Erwägungen hervorgegangene Annahme, dass alles Diffusionsfähige hauptsächlich durch die Blutgefässe, nicht diffusionsfähige Stoffe, z. B. emulgirtes Fett, nur durch die Lymphgefässe resorbirt werden, hat ihre Grundlage eingebüsst.

Die älteren Versuche über Resorption (Tiedemann & Gmelin u. A.) suchten meist die Substanzen im Ductus thoracicus oder nach Unterbindung desselben im Blute auf. Direkte Versuche über die Darmresorption, d. h. mit Nachweis der resorbirten Substanz in den mesenterialen Venen, resp. Chylusgefässen, existiren nur in geringer Zahl. Salze gehen in Blut und Lymphe gleich schnell über, frühestens etwa in 5 Minuten (K. Lehmann). 1 qcm Schleimhaut resorbirt in 1 Min. bis 16 cbmm (Röhmann), d. i. auf 23 qcm (p. 207, Anm.) eine Schicht von 0,007 mm Dicke: da die Dicke des Epithels etwa das 5fache beträgt, so würden, wenn die Flüssigkeit mit gleicher Geschwindigkeit durch das Epithel ginge, hierzu 5 Minuten nöthig sein (Heidenhain).

Alles vom Magen und Darm Resorbirte muss zunächst das hier einfach cylindrische Epithel passiren. Im Dünndarm besitzt das Epithel nach dem Lumen zu einen stäbchenförmig gegliederten Saum; die Stäbchen sind Theile des Protoplasmas und können durch Einziehung verschwinden (Heidenhain). Trotz der auch in anderen hier nicht zu besprechenden Beziehungen merkwürdigen Eigenschaften dieser Epithelien ist eine aktive Betheiligung derselben beim Resorptionsvorgang bisher nicht festgestellt. Bei der Fettresorption sind sie von Fetttröpfchen erfüllt. Farbstofflösungen dringen vom Darm her sowohl in die Zellen wie zwischen dieselben ein (Heidenhain & Schiffer).

Die Kräfte, welche die Aufsaugung bewirken, sind noch unbekannt. Vieles spricht dafür, dass für Wasser und ächt gelöste Substanzen die Osmose eine Rolle spielt, da die Blutgefässe von einer sich beständig erneuernden relativ koncentrirten Flüssigkeit durchströmt, und diese nur durch dünne poröse Gebilde von der ganz anders zusammengesetzten Flüssigkeit im Darmlumen getrennt ist. Namentlich die Wasserresorption, ferner die Abhängigkeit derselben von

der Temperatur (warme Flüssigkeit wird vom Magen schneller resorbirt als kalte, ROSSBACH; Einige bestreiten überhaupt die Wasserresorption vom Magen) wäre so erklärbar, ebenso dass von in den Darm gebrachtem Wasser die Blutgefässe 8—12 mal soviel aufnehmen wie die Chylusgefässe (HEIDENHAIN). Aber aus der Endosmose kann nicht erklärt werden, dass aus einer Zucker und Glaubersalz enthaltenden Lösung ersterer ungleich schneller resorbirt wird, als letzteres, obwohl das Umgekehrte zu erwarten wäre (RÖHMANN), dass ferner bei Kochsalzlösung je nach der Koncentration bald das Wasser bald das Salz schneller aufgenommen wird (GUMILEWSKI), u. dgl. m. Es scheinen also selbst bei den einfachen Resorptionsprozessen neben der Diffusion unverständliche Eigenschaften der Epithelzellen eine Rolle zu spielen (s. auch unten sub 3).

Noch weit unverständlicher ist die Aufsaugung diffusionsunfähiger Stoffe, namentlich Eiweiss und Fette. Wenn erstere im Magen und Darm vollständig peptonisirt würden, so würden sie unter die diffusionsfähigen Stoffe gehören; aber eine neue Schwierigkeit liegt darin, dass Peptone weder im Blute, noch in Chylus und Lymphe nachweisbar sind, so dass eine Rückverwandlung in Eiweiss anzunehmen ist, welche möglicherweise der Darmwand selber zufällt (Näheres s. unten sub IV.). Die im Darm emulgirten Fette, welche grössten Theils in den Chylus, zum Theil aber auch in das Blut übergehen (denn das Pfortaderblut ist auffallend fettreich) lassen sich in das Epithel und in die lymphatischen Räume der Zotten bis zum centralen Chylusraum verfolgen, obwohl die Zellen mit jenen Räumen nach den neuesten Untersuchungen (HEIDENHAIN) keine Kommunikation besitzen. Ausserdem verändert sich aber ihre Beschaffenheit innerhalb der Darmwand, denn während sie im Zottengewebe noch Tröpfchen bilden, sind sie im Chylus nur als feinster Staub vorhanden. Weder für diese Verwandlung noch für das Eintreten in die Epithelien existirt eine Erklärung. Ausser aktiven Vorgängen in den letzteren (THANHOFFER, WIEDERSHEIM) ist auch die Mitwirkung von Leukocythen, welche aus der Darmwand austreten und in dieselbe zurückkehren sollen (vgl. p. 150), in Anspruch genommen worden, aber es ist kein unbestrittener Modus bekannt.

Als befördernde Agentien für die Fettaufnahme sind ausserdem die longitudinalen glatten Muskeln der Zotten (BRÜCKE) und die Galle hingestellt worden. Erstere könnten durch Verkürzung der Zotte und gleichzeitige Anspannung radiärer Bindegewebsstränge zwischen Zottenwand und Chylusraum letzteren erweitern und dadurch

ansaugend auf den Darminhalt wirken (Graf Spee, Heidenhain); die Kontraktionen sollen durch die Galle befördert werden (Schiff); nach Anderen befördert diese die angeblichen aktiven Wirkungen der Epithelien (Thanhoffer). Hauptsächlich aber soll die Galle physikalisch fördernd auf das Eindringen der Fette wirken, indem sie als seifenartige Flüssigkeit die Imbibition derselben in feuchte poröse Gewebe erleichtert (v. Wistinghausen), was ebenfalls bestritten wird. Gallenfistelthiere, welche am Auflecken der Galle verhindert sind, zeigen mangelhafte Fettresorption (Bidder & Schmidt, Röhmann).

Die Galle selbst unterliegt zum Theil der Resorption, während ein anderer Theil in die Faeces übergeht (p. 205). Der resorbirte Theil soll nach Einigen in der Leber wieder secernirt werden. Hierin suchen Manche den Grund, warum nach Ausschaltung der Galle die Thiere sehr gefrässig und mager werden, während Andere die verminderte Fettresorption als Grund ansehen, oder die Thatsache bestreiten. Die Bedeutung der Galle ist also noch äusserst dunkel (vgl. auch p. 202).

2. Die Aufsaugung durch andere Schleimhäute und durch die Haut.

Die Konjunktiva, Respirationsschleimhaut und andere Schleimhäute bekunden ihre Resorptionsfähigkeit namentlich durch die Vermittlung der Wirkung auf sie aufgetragener Gifte. Spezifische Vorkehrungen wie beim Darm fehlen hier, wie denn diese Resorptionen kaum physiologische Bedeutung haben. Die Resorptionsfähigkeit der Blase ist neuerdings erwiesen (p. 173).

Auch die Haut ist nicht zur Aufsaugung bestimmt, und nur in sehr geringem Grade dazu fähig, besonders wegen der Mächtigkeit und Trockenheit der Epidermis; indess ist die Resorptionsfähigkeit für wässrige Lösungen (Bäder) und Salbenbestandtheile erwiesen. Durch Einreibung können sogar ungelöste Stoffe, z. B. die Quecksilbertröpfchen der grauen Salbe, zum Aufsaugen gebracht werden, offenbar durch mechanisches Eintreiben in tieferliegende Spalträume (s. unten).

3. Die Aufsaugung in den Höhlen und Spalträumen.

Lösliche Substanzen, welche mit Wundflächen oder der von der Epidermis befreiten Cutis in Berührung gebracht, oder in die Pleurahöhle, Peritonealhöhle, die Spalträume des subkutanen Bindegewebes, oder in die subkutanen Lymphräume des Frosches injizirt werden, gehen schnell in den Kreislauf über. Die Wandungen aller genannten Gebilde sind mit Blutgefässkapillaren versehen, welche (durch Diffusion, s. oben) aufsaugend wirken. Da aber die genannten Hohlräume

sämmtlich mit Lymphgefässen direkt kommuniziren, deren Endothel sich in sie hinein verfolgen lässt (v. RECKLINGHAUSEN), so können die eingeführten Substanzen auch in den Lymphstrom gelangen, welcher sie, freilich ungleich langsamer, in das Blut überführt. Dieser Weg ist aber auch ungelösten Partikelchen, wie Fetttropfen, Lymphzellen, Farbstoffkörnern, und vor Allem den alle diese Räume erfüllenden eiweisshaltigen Flüssigkeiten zugänglich, welche als Parenchymsäfte, Höhlenflüssigkeiten (p. 183), oder mit ebensoviel Recht schon als Lymphe bezeichnet werden. Der Abfluss dieser Flüssigkeiten in die Lymphgefässe ist direkt nachweisbar, besonders durch die Vermehrung des Lymphstromes nach vermehrter Bildung von Parenchymsaft, sog. Oedem (LUDWIG); Farbstoffe, welche durch Tättowiren in das subkutane Bindegewebe gelangt sind, finden sich in den nächstgelegenen Lymphdrüsen wieder. Die Lymphgefässe sind demnach Regulatoren des Gewebsturgor.

Auch für die Höhlen- und Spaltraumresorption durch die Blutgefässe ist die rein osmotische Erklärung vielleicht nicht ausreichend, da bei Fröschen nach Aufhebung des Blutkreislaufs noch eine Resorption beobachtet wird, welche jedoch nach Abtrennung der Nerven oder Zerstörung des Rückenmarks aufhört, so dass ein direkter Nerveneinfluss behauptet wird (GOLTZ, LAUTENBACH); dieser letztere bestätigt sich dadurch, dass die Hautresorption bei Fröschen durch Nervendurchschneidung verzögert wird, was freilich vielleicht nicht die Aufnahme der Substanz, sondern deren Weiterbeförderung betreffen mag (HERMANN & v. MEYER). Ein direkter Nerveneinfluss würde es wahrscheinlich machen, dass zellige Apparate (Epithelien) auch hier bei der Resorption aktiv betheiligt sind. Abkühlung erschwert die Resorption (v. KÓSSA).

III. Die Lymph- und Blutbildung.

1. Die Lymphe und der Chylus und deren Bewegung.

Die Lymphe, wie man sie aus grösseren Lymphgefässen gewinnt, am reichlichsten bei passiver Bewegung oder Kneten des betr. Körpertheils, ist eine farblose oder gelblichweisse Flüssigkeit, welche aus einem farblosen Plasma und darin suspendirten Zellen, den Lymphkörperchen besteht; daneben finden sich feine Fetttröpfchen und Kerne. Die Lymphkörperchen gleichen völlig den farblosen Blutkörperchen und sind kontraktil. Die Lymphe gerinnt wie das Blut, nur langsamer; sie bildet einen Lymphkuchen und presst ein Lymphserum aus; sie enthält also die Fibringeneratoren und bildet das Ferment (p. 54), jedoch weniger als das Blut, so dass Zusatz von Blut die Gerinnung beschleunigt. Die übrigen Bestandtheile sind, ausser dem Farbstoff, ganz die des Blutes, also Wasser, Salze, Albuminstoffe,

Lecithin, Fette, Zucker, Harnstoff, Extraktivstoffe, ein diastatisches Ferment und Gase (fast nur Kohlensäure, Hammarsten; vgl. p. 120).

Der Chylus oder die Darmlymphe ist schwer rein zu gewinnen, weil er sich in der Cysterna chyli und im Ductus thoracicus mit Lymphe mengt. Er unterscheidet sich von der Lymphe nur durch seinen hohen Fettgehalt während der Verdauung, der ihm ein milchweisses Aussehen giebt; das Fett bildet eine ungemein feine Vertheilung; ein Aufsteigen wie in der Milch findet nicht statt (v. Frey); ferner wird auch Fett von den kontraktilen Lymphkörperchen in deren Protoplasma aufgenommen.

Der Ursprung des Chylus und der Lymphe ist, was die flüssigen Bestandtheile betrifft, bereits angegeben. Man muss annehmen, dass die in den Spalträumen aller Gewebe und in den Saftkanälchen des Bindegewebes und Knochens enthaltene Parenchymflüssigkeit, welche aus dem Blute stammt, in beständiger, langsamer Erneuerung begriffen ist, indem sie in die Lymphgefässe abfliesst; in den Spalträumen der Darmschleimhaut mischt sich während der Verdauung die resorbirte Substanz hinzu. Die näheren Bedingungen jener Erneuerung sind noch so gut wie unbekannt.

Der Abfluss der Lymphe aus einem geöffneten Lymphgefäss wird durch Kneten des betr. Gliedes befördert (Ludwig u. A.). Ausserdem wird die Lymphmenge durch jede Art von Gefässerweiterung vermehrt, z. B. venöse Stauung (Emminghaus), Durchschneidung vasomotorischer, Reizung dilatatorischer Nerven (Heidenhain & Rogowicz, Pekelharing u. A.).

Hiernach ist die Lymphe zum Theil als Transsudat aus den Blutgefässen zu betrachten. Dies bestätigt sich auch dadurch, dass indigschwefelsaures Natron, in das Blut gebracht, die Gewebe und die Lymphe bläut. Aus Gebieten, deren Blutgefässe erweitert werden, fliesst eher blaue Lymphe ab als aus anderen, sie entbläuen sich auch früher (Rogowicz). Dass aber ausser den physikalischen Kräften (Filtration, Osmose) noch andere Umstände bei der Lymphbildung mitwirken, wird durch folgende Thatsachen bewiesen (Heidenhain): 1) die Lymphmengen (gemessen am Ductus thoracicus) gehen bei künstlicher Aenderung des Aortendrucks diesem nicht parallel, und auch beim Drucke Null dauert die Lymphbildung noch fort; bei Verschluss der Cava inferior wird der Darm anämisch, und zeigt trotzdem gesteigerte Lymphbildung. 2) Manche in die Gefässe eingeführten Stoffe, z. B. Extrakt von Krebsmuskeln, Muscheln, Blutegeln, Peptone, steigern die Lymphbildung ohne den Blutdruck zu beeinflussen, und werden unwirksam, wenn die Gefässwände durch längere Cirkulationsunterbrechung geschädigt sind. 3) Auch der Uebergang leicht diffundirender Stoffe aus dem Blute in die Gewebssäfte und die Lymphe (z. B. in die Gefässe injizirten Zuckers) ist nicht durchweg physikalisch erklärbar, da, namentlich bei Ausschaltung der Nieren, der Zuckergehalt der Lymphe

höher steigen kann als der des Blutes ist. Man ist daher geneigt, auch die Lymphbildung als eine wahre Sekretion zu betrachten, bei welcher Zellen, namentlich der Kapillarwände, eine wesentliche Rolle spielen (Heidenhain). Hierfür ist noch anzuführen, dass lebendige Filter der Filtration zuweilen einen unerklärlichen Widerstand entgegenstellen, der mit dem Tode oder Beseitigung der Epithelzellen wegfällt (Froschlunge, Tigerstedt; Hornhaut, Leber), dass ferner Kurare die Lymphbildung steigert (Paschutin), und zwar auch ohne Gefässerweiterung (wie auch andere Sekretionen, z. B. die Speichelsekretion), endlich dass zur Entstehung von Oedem (p. 211) blosse venöse Stauung nicht genügt, sondern Veränderungen der Zellen, z. B. durch anhaltende Kreislaufsunterbrechung (Lazarus-Barlow), nöthig sind.

Die Zellen der Lymphe und des Chylus stammen ebenfalls aus jenem Spaltraumsystem, namentlich da, wo es sich zu dem adenoiden oder retikulären Gewebe entwickelt, also besonders aus den Lymphdrüsen (s. unten sub 2).

Die Bewegung der Lymphflüssigkeiten zum Blute hin geschieht unter geringem Druck (Noll), und sehr langsam, besonders wegen des bedeutenden Widerstandes, den die Lymphdrüsen bieten müssen. Die Kräfte, welche die Bewegung unterhalten, kann man nur vermuthen; wahrscheinlich sind es: 1. das einfache Nachrücken des neu gebildeten Parenchymsafts, resp. der aufgesogenen Flüssigkeiten; 2. Kontraktion der die Lymphgefässe umgebenden Körpermuskeln, die wegen der zahlreichen Klappen derselben den Inhalt, ganz wie den der Venen, nach der Mündung zu auspressen; 3. die Aspiration des Thorax, da die Mündungen der Hauptstämme, und ausserdem der grösste Theil des Ductus thoracicus, innerhalb der Brusthöhle liegen.

Die Wirkung der Brustaspiration wird bestritten; der direkt gemessene Ausfluss aus dem Ductus thoracicus ist nämlich in der Exspiration grösser als in der Inspiration (Colin, Camus).

Besondere Lymphherzen finden sich bei manchen Fischen (Caudalherz des Aales), Amphibien (beim Frosch 2 axilläre und 2 coccygeale) und einigen Vögeln (Struthionen). Ihre Pulsationen sind selbstständig, werden aber vom Rückenmark durch erregende und Hemmungsfasern regulirt. Beim Meerschweinchen hat man an den Lymphgefässen (Chylusgefässen) des Mesenteriums rhythmische Kontraktionen der durch die Klappen getrennten Abschnitte, mit regelmässigem Fortschreiten nach den Stämmen hin, also einen herzartigen Mechanismus beobachtet (A. Heller). Die Chylusgefässe des Mesenteriums und die Cysterna chyli werden durch Reizung der Mesenterialnerven verengt, durch Splanchnicusreizung erweitert (Bert & Laffont, Camus & Gley).

2. Die Blutbildung.

Der chemische Bestand des Blutes unterliegt durch Absonderung und Aufsaugung einem unaufhörlichen Wechsel, der aber im Speziellen noch so gut wie unbekannt ist. Namentlich sind noch die Um-

stände unverständlich, welche trotz dieses Wechsels eine so grosse Konstanz der Zusammensetzung und Menge des Blutes sichern. In letzterer Beziehung kann auf den Einfluss der Wasserresorption auf die Wasserausscheidung durch Harn und Schweiss verwiesen werden.

Aber auch die Blutkörperchen werden ohne Zweifel fortwährend erneuert. Vor Allem ist erwiesen, dass mit der Lymphe beständig grosse Mengen farbloser Zellen in das Blut einströmen. Andrerseits bildet die Entstehung des Gallen- und Harnfarbstoffs ein Anzeichen des Untergangs rother Blutkörperchen. Die erstere Thatsache erweckt die Frage nach dem Schicksal der farblosen Blutkörper, welche nothwendig in entsprechender Zahl untergehen oder eine andere Gestalt annehmen müssen; die zweite fordert eine Neubildung rother Blutkörper.

Eine Zeit lang war die Ansicht verbreitet, dass die farblosen Blutkörper sich in rothe verwandeln, hauptsächlich gestützt auf das Vorkommen vermeintlicher Zwischenformen, namentlich im Froschblut (v. Recklinghausen). Obgleich diese Ansicht die einfachste Lösung der eben aufgeworfenen Fragen darstellen würde, hat sie doch viele Gegner, namentlich seitdem andere Bildungsweisen rother Blutkörperchen mit grösserer Sicherheit konstatirt wurden. Neuerdings mehren sich jedoch wieder die Beobachtungen über das Rothwerden farbloser Elemente im cirkulirenden Blute.

Die Organe, an welche die Bildung theils farbloser, theils rother Körperchen geknüpft ist, sind folgende:

a. Das lymphatische Retikulum.

Im Retikulum der Lymphdrüsen, der Darmfollikel etc. sind die eingeschlossenen Zellen in beständiger Neubildung durch Theilung begriffen und wandern allmählich mit dem Lymphstrom in die Blutgefässe ein. Welche Zahl an farblosen Blutkörperchen auf diesem Wege zuwächst, lässt sich bisher nicht schätzen.

Das im Körper sehr verbreitete adenoide oder retikuläre Gewebe kann als ein Bindegewebe aufgefasst werden, dessen Gerüst auf ein Netz feiner Bälkchen reduzirt, und dessen Kanalsystem zu schwammigen Hohlräumen erweitert ist. Diese Hohlräume sind dicht von farblosen Rundzellen erfüllt (Lymphkörperchen, Leukocythen). Dies Gewebe kommt diffus vor, z. B. in den Darmzotten und der Wand des Proc. vermiformis, meist aber in kugligen Gebilden, Follikeln, welche entweder einzeln stehen (Balgdrüsen des Mundes und Rachens, Solitärfollikel des Darmes, Malpighi'sche Körper der Milz) oder agglomerirt sind (Tonsillen. Peyer'sche Haufen des Dünndarms, vor Allem aber die Follikel der Rindensubstanz der Lymphdrüsen). Die innerste Schicht der Follikel („Keimcentrum") ist sehr engmaschig und zellreich, und zeigt durch zahlreiche Mitosen, dass hier die Brutstelle der Zellen ist, welche in die lockerer gefügte Peripherie abgeschoben und aus dieser

durch den Lymphstrom langsam fortgeschwemmt werden. Am lockersten ist die Randzone, welche als Lymphsinus bezeichnet wird und durch welche hauptsächlich die Lymphe strömt.

b. Das Knochenmark.

Das rothe Knochenmark enthält ein dem lymphatischen analoges Retikulum, dessen Räume nach Einigen (Hoyer, Rindfleisch) mit den Blutgefässen in direkter Kommunikation stehen. In demselben finden sich nicht blos farblose, sondern auch rothe Zellen, welche kernhaltig sind (Neumann) und sich durch Theilung vermehren (Bizzozero, Flemming). Dies ist die einzige vollkommen festgestellte Quelle rother Blutkörperchen, abgesehen von der Embryonalzeit (s. unten). Wie dieselben in das Blut hineingelangen, ist so lange unsicher, wie die Beziehung der Gefässe zum Retikulum noch nicht festgestellt ist. Das Knochenmark liefert also sowohl farblose wie rothe Körperchen, und zwar auch erstere möglicherweise direkt an das Blut.

Beim Erwachsenen findet sich das rothe Knochenmark nur noch in den proximalen Epiphysen der Röhren- und in spongiösen Knochen; im Uebrigen ist es in gelbes Mark umgewandelt (Neumann).

c. Die Milz.

Die Milz, ein grosses, drüsiges Organ ohne Ausführungsgang, besitzt (vgl. die anatomischen Werke) in ihrer Pulpa ein von farblosen Zellen erfülltes adenoides Gewebe, in welches nach den meisten Autoren die Blutgefässe direkt einmünden, so dass nothwendig der Blutstrom farblose Zellen mitnehmen müsste, was sich durch den Reichthum des Milzvenenblutes an solchen (p. 52) bestätigt. Die Milzkörperchen vermehren sich durch Theilung (Flemming). Die Malpighi'schen Körperchen der Milz sind wahre Lymphfollikel, welche die Arterien begleiten (bei manchen Thieren hat statt derselben die Adventitia eine kontinuirliche adenoide Entwicklung). Ausserdem sollen in der Pulpa auch kernhaltige rothe Blutkörper vorkommen. Die Milz giebt also farblose und vielleicht auch rothe Elemente sowohl direkt an das Blut ab, wie erstere auch indirekt durch die Lymphgefässe. Die farblosen sollen sich theils schon in der Milz (Funke u. A.), theils (bei niederen Wirbelthieren, Cuénot) erst im Blute in rothe verwandeln.

Die chemische Untersuchung ergiebt in der sauer reagirenden Pulpa die Anwesenheit zahlreicher Zersetzungsprodukte des Eiweisses und anscheinend des Hämoglobins, z. B. Harnsäure, Hypoxanthin (1 p. mille), Xanthin, Leucin, Tyrosin, Inosit, flüchtige Fettsäuren (Ameisen-, Essig-, Buttersäure), Milchsäure; ferner zahlreiche Pigmente, ein eisenhaltiges Albuminat und überhaupt auffallend viele Eisenverbindungen (zuweilen sogar freies Eisenoxyd, Nasse); diese Stoffe deuten auf den Untergang rother Blutkörper in der Milz. Die sog. „blutkörperhaltigen Zellen“,

welche übrigens zuweilen auch im Knochenmark vorkommen, werden ebenfalls mit diesem Untergang in Verbindung gebracht, sind aber inkonstante, vielleicht pathologische Gebilde.

Die physiologische Untersuchung der Milz besteht theils in Exstirpationsversuchen, theils in Versuchen an den Milznerven. Exstirpation der Milz macht keine handgreiflichen Störungen im Organismus, jedoch wird Störung der Blutbildung behauptet (Laudenbach). Die Milznerven, welche im Plexus lienalis verlaufen, beherrschen vermöge der reichlichen glatten Muskelfasern der Kapseln und der Trabekeln (beim Menschen sollen dieselben fehlen, also nur die gewöhnliche Muskulatur der Arterienwände vorhanden sein) in ausgiebiger Weise das Volumen der Milz. Durchschneidung des Plexus vergrössert dasselbe, es ist also ein Tonus der Milz vorhanden, während Reizung desselben die Milz verkleinert (Jaschkowitz), desgleichen Reizung der Splanchnici und Vagi (Roy). Ebenso wirkt Kälte, Erstickung und sensible Reizungen (Bulgak, Botkin, Mosler, Roy). Die Kontraktilität der Milz verhält sich also ganz wie die der Arterien.

Wie plethysmographische, resp. onkographische Versuche zeigen (Roy), nimmt das Milzvolum an den kardialen und respiratorischen Arterienschwankungen nicht Theil, vermuthlich wegen zu grosser Enge der Arterienbahnen. Dagegen zeigen sich unabhängige langsame Volumschwankungen, deren Periode im Mittel 1 min. ist, und welche auch nach Durchschneidung der Splanchnici und Vagi fortbestehen: die Durchschneidung dieser Nerven hebt weder den Tonus noch die reflektorischen Kontraktionen auf; die Nerven müssen also noch andere Bahnen vom Rückenmark zum Plexus lienalis haben (Roy). Die Fasern des letzteren lassen sich in den Splanchnicus zurückverfolgen, welcher sowohl konstriktorisch als vergrössernd wirken kann (Schäfer & Moore). Der Zusammenhang der Milzkontraktilität mit der morphologischen Funktion ist noch räthselhaft.

d. Andere Bildungsstätten.

Die Thymusdrüse, ein embryonales, nach der Geburt langsam abnehmendes, erst spät ganz verschwindendes Organ, enthält ebenfalls retikuläres Gewebe, trägt also vermuthlich im Embryo zur Lieferung farbloser Blutkörperchen wesentlich bei; ihre Leistung scheint durch die Lymphdrüsen ersetzt zu werden. Die später auftretenden Fettzellen und zwiebelartig geschichteten Körperchen sind wahrscheinlich Rückbildungsprodukte.

Die Bildung der rothen Blutkörperchen im Embryo und ähnlich auch im Schwanz der Froschlarve geschieht gleichzeitig mit der Gefässbildung (vgl. Kap. XIV.) in der Weise, dass sich netzförmig anastomosirende Zellbalken ausbilden, deren peripherische Zellschicht zum Endothel der Gefässwand, deren centrale Zellen zu den, zuerst kern-

haltigen rothen Blutkörperchen werden. Dieser Prozess geschieht ausser in der Area vasculosa namentlich in der Leber.

Ein ähnlicher Prozess soll nach Einigen (Ranvier, Schäfer) auch nach der Geburt vorkommen, nämlich die Bildung von Zellen mit Ausläufern, welche im Innern mit rothen Blutkörperchen erfüllt sind, dann mit bestehenden Gefässen sich verbinden, deren Blut die neuen Zellen wegschwemmt („vasoformative Zellen"); indess ist dieser Modus nicht sicher.

Die vorstehenden Angaben zeigen, dass der Wechsel der farblosen und derjenige der rothen Blutkörperchen wahrscheinlich gar Nichts mit einander zu thun haben. Der beständigen starken Einwanderung farbloser Zellen aus dem Lymphsystem, der Milz und dem Knochenmark muss ein ebenso reichlicher Untergang farbloser Elemente gegenüberstehen, über dessen Modus (Auswanderung? vgl. p. 150, 209) Nichts bekannt ist. Weniger lebhaft scheint der Wechsel der rothen Körperchen zu sein, deren Zugang nur im Knochenmark feststeht, während ein spärlicher Untergang in der Milz und in den pigmentbildenden Organen, Leber, Niere etc., stattzufinden scheint.

Bei den zahlreichen Quellen der farblosen Blutelemente ist es begreiflich, dass Exstirpation einzelner der betr. Organe keine erheblichen Folgen hat, sondern durch Mehrleistung anderer ersetzt wird. Bemerkenswerth ist, dass die Leukämie, eine pathologische Vermehrung der farblosen Blutkörperchen, von Schwellung der Milz, der Lymphdrüsen oder des Knochenmarks begleitet ist.

IV. Die Assimilation.

Assimilation nennt man die Verwandlung der aus der Nahrung dem Blut direkt oder indirekt zugeführten Substanzen in die verschiedenen chemischen Körperbestandtheile. Die meisten der letzteren können gar nicht als solche mit der Nahrung zugeführt werden, weil sie unresorbirbar sind oder durch die Verdauung zerstört werden müssten, z. B. das Hämoglobin und die wesentlichen Bestandtheile des kontraktilen Protoplasma. Andererseits finden sich gewisse Verdauungsprodukte, z. B. Peptone, in den Säften und Geweben nicht wieder, so dass ein Uebergang in andere Bestandtheile anzunehmen ist.

Da die wichtigsten Körperbestandtheile eine viel komplizirtere Zusammensetzung haben, als die Nahrungsstoffe, aus welchen sie entstehen, so müssen nothwendig viele, wenn nicht alle, assimilatorischen Prozesse den Charakter der Synthese haben (Hermann). Jedoch ist es nicht wahrscheinlich, dass das synthetische Vermögen des Organismus über die hydrolytische Synthese (p. 15) hinausgeht, so dass es also von dem pflanzlichen wesentlich verschieden ist. Der Ort der

thierischen Synthesen sind in erster Linie die Zellen und sonstigen Gewebsbestandtheile der Organe selbst, welche die Stoffe brauchen; denn im Blute finden sich die charakteristischen gewebsbildenden Stoffe nicht. Gewisse Vorstufen der Synthese aber, welchen zunächst die Verdauungsprodukte unterliegen, mögen schon in der Darmwand selbst, ferner im Chylus und Blut, besonders aber in der Leber ihren Verlauf nehmen; denn es ist sehr zu beachten, dass die von den Blutgefässen des Magens und Darms resorbirten Stoffe durch die Pfortader zunächst der Leber zugeleitet werden.

Zu den genannten Vorstufen der Assimilation kann man rechnen:

1. Die Zurückverwandlung des Peptons in Eiweiss. Eine solche muss angenommen werden, weil Peptone weder in den Säften und Geweben (Lehmann, Hoppe-Seyler, de Bary) noch im normalen Harn (Fede) nachzuweisen sind; und andrerseits gegen Verbrennung des Peptons der Umstand spricht, dass Thiere mit Pepton statt Eiweiss ernährt werden können (Plósz, Maly). Injizirt man Pepton direkt in die Blutgefässe (wobei die p. 54 erwähnten Blutveränderungen eintreten), so verschwindet es aus dem Blute, ohne dass eine Vermehrung der Eiweissstoffe des Blutes nachzuweisen ist (Schmidt-Mülheim, Hofmeister); ist die Menge nicht zu gross, so erscheint das Pepton im Harn, bei zu grossen Mengen stockt die Harnsekretion, und das Pepton häuft sich in den Nieren an. Da das im Darm gebildete Pepton, obgleich es resorbirt wird und in der Darmwand reichlich nachweisbar ist (Hofmeister), weder im Blute, noch im Harn erscheint, so muss der Assimilationsvorgang an die Darmresorption geknüpft sein. Man nimmt an, dass es im retikulären Gewebe der Darmwand von den farblosen Zellen aufgenommen und verarbeitet wird, welche sich dabei stark vermehren sollen (Hofmeister; jedoch wird die Betheiligung der Leukocythen von Heidenhain bezweifelt). Sehr wahrscheinlich ist ferner, dass die etwa durch die Pfortader der Leber zugeführten Peptone dort in Eiweiss verwandelt werden, und dass bei direkter Injektion in die Blutgefässe das Pepton der Festhaltung in der Leber entgeht.

2. Die Zurückverwandlung der Fettspaltungsprodukte in Fette; sie wird angenommen, weil nach Fütterung mit Seifen die den Fettsäuren der letzteren entsprechenden Glyceride im Körper gefunden werden; z. B. findet sich nach Fütterung mit erukasaurem Alkali das Glycerid der Erukasäure (Erucin) im thierischen Fett (Radziejewski, für den Menschen Minkowski). Ein weniger sicherer Beweis liegt

darin, dass der Einfluss der Fettfütterung auf den Eiweissumsatz (vgl. Kap. V.) auch dann sich zeigt, wenn statt der Fette nur Fettsäuren dargereicht werden (J. Munk).

3. Die Verwandlung von Zucker in ein Anhydrid, das Glykogen, in der Leber; hierüber s. unten.

Alle genannten Assimilationsprozesse sind hydrolytische Synthesen. Die Thatsachen deuten darauf, dass die Leber, welche die Darmresorpta zuerst erhält, ein hervorragendes Assimilationsorgan ist.

Die Leber besitzt, wohl im Zusammenhang mit ihrer Assimilationsfunktion, auch die Eigenschaft, viele vom Darm in die Pfortader gelangende Stoffe, z. B. Metalle, Alkaloide, in sich festzuhalten, wodurch Vergiftungen verhindert werden können. Bei Ausschaltung durch die Eck'sche Fistel (p. 156) fällt diese Schutzwirkung fort.

Der neuerdings bemerkte Nährwerth gewisser Amidosäuren und Amide, z. B. Tyrosin in Verbindung mit Leim (Hermann & Escher), Asparagin (Weiske, Zuntz, Baldi u. A.), beruht vielleicht ebenfalls auf assimilatorischer Umwandlung in Eiweiss. Die Assimilationsprozesse höherer Ordnung, welche in den Geweben vermuthet werden müssen, sind noch gänzlich unbekannt.

Wenn die Assimilation auf organische Komplexe der Nahrung angewiesen ist, so muss es bei deren unregelmässiger Beschaffenheit zweckmässig erscheinen, dass durch die hydrolytischen Spaltungen der Verdauung (p. 207) zunächst eine Zerlegung in einfachere Bestandtheile stattfindet; diese werden für die erforderlichen Synthesen ein zweckmässigeres Material liefern, etwa wie ein Buch nur aus den zerlegten und sortirten Buchstaben eines anderen, nicht aber aus dessen Wörtern oder Sätzen gesetzt werden kann (Hermann).

Die Glykogenie der Leber.

Die hier folgenden Thatsachen stehen bis jetzt im physiologischen Lehrgebäude ziemlich vereinzelt. Dass sie an dieser Stelle eingereiht werden, hat nur darin seinen Grund, dass eine, jedoch nicht unbestrittene Auffassung sie mit der Assimilation der Kohlehydrate in Zusammenhang bringt.

a. Der Zucker- und Glykogengehalt der Leber und anderer Gewebe.

Die Leber gesunder Thiere giebt an Wasser Traubenzucker ab (Bernard). Beim Liegen ausgeschnittener Lebern nimmt deren Zuckergehalt beständig zu, die Leber enthält also eine zuckerbildende Substanz. Diese, das Glykogen (p. 24), lässt sich aus frischen Lebern durch Fällung des Wasserextraktes mit Alkohol isoliren (Bernard, Hensen); sie wandelt sich durch diastatische Fermente leicht in Dextrin und Zucker um, und die ausgeschnittene Leber enthält selbst ein solches Ferment.

Das Glykogen ist ferner in sehr vielen anderen Geweben als regel-

mässiger Bestandtheil gefunden worden, so in den Muskeln (MacDonnel, O. Nasse; auch bei niederen Thieren, Foster), vielen Drüsen, und in allen Theilen des Embryo (Bernard).

Bei jungen Thieren sind die Gewebe ebenfalls noch reich an Glykogen; ferner schliesst sich dem embryonalen Glykogengehalt derjenige pathologischer Neubildungen (Kühne) und des Eiters (Salomon) an. Zuckerbildende (glykogene) Substanzen, die dem Glykogen der Leber mehr oder weniger nahe stehen, finden sich auch im Gehirn (Jaffe), in den Muskeln (Dextrin, Limpricht), in vielen Drüsen (Kühne, Brücke), im Blut (Brücke) u. s. w.

Eine noch nicht entschiedene Frage ist es, ob die Leber auch während des Lebens Zucker bildet. In der ganz frischen, dem eben getödteten Thiere entnommenen Leber haben die Einen (Bernard u. A.) geringe aber deutliche Zuckermengen gefunden, die Andern (Pavy u. A.) keine Spur. Für eine Zuckerbildung in der Leber während des Lebens spricht ferner der Zuckergehalt des Blutes (nach zahlreichen Bestimmungen zwischen 0,05 und 0,1 pCt.); ferner der Umstand, dass das Lebervenenblut (bei stärke- und zuckerfreier Kost) reicher an Zucker ist, als das Pfortaderblut (Bernard); diese beständige Abfuhr von Zucker liesse sich mit sehr geringem Zuckergehalt oder selbst mit Zuckermangel der Leber vereinigen; indess ist auch dieser Befund und überhaupt der Zuckergehalt des Blutes, insbesondere des Lebervenenblutes, bestritten worden (Pavy u. A.). Diejenigen, welche keine Zuckerbildung in der lebenden Leber annehmen, bestreiten entweder das Vorhandensein des zuckerbildenden Fermentes, das sich erst nach dem Tode oder unter pathologischen Bedingungen (s. unten, Diabetes) bilde (Schiff), oder nehmen an, dass das Ferment (durch eine Art Hemmungswirkung von Seiten des Nervensystems) an seiner Wirkung während des Lebens gehindert sei (Pavy).

Diastatische Fermente finden sich zwar in fast allen Geweben und im Blute (v. Wittich, Lépine), doch wird ihre Präexistenz bestritten. Blut wirkt nicht auf Glykogen, wenn nicht die Blutkörperchen (durch Wasser, Aether etc.) bei Gegenwart des Glykogens zerstört werden, so dass wahrscheinlich die Blutkörper im Augenblick ihrer Zerstörung das Ferment entwickeln (Plósz, Tiegel). Bemerkenswerth ist hierbei, dass in der Leber wahrscheinlich fortwährend Blutkörper zerstört werden (vgl. p. 214, 217).

Die Angabe, dass es ausser dem Glykogen noch andere Zuckerquellen in der Leber gebe, dass namentlich Pepton sowohl bei Zufuhr zur Leber durch die Pfortader, wie auch beim Digeriren mit Lebersubstanz den Zuckergehalt vermehre (Seegen & Kratschmer), wird bestritten.

b. Herkunft und Schicksal des Glykogens.

Der Glykogengehalt der Leber ist sehr von der Nahrung abhängig; er ist um so stärker, je reicher dieselbe an Kohlehydra-

ten ist (Pavy). Bei hungernden Warmblütern schwindet das Glykogen in wenigen Tagen, und erscheint sofort wieder reichlich nach Zuckerinjektion in den Darm (Hermann & Dock). Das Verschwinden erfolgt bei Pflanzenfressern schneller als bei Fleischfressern, bei Fröschen im Sommer rascher als im Winter. Wie Traubenzucker bewirken Glykogenablagerung: Rohrzucker, Milchzucker (nur für den Hund, Kausch & Socin), Arabinose (Salkowski) und Fruchtzucker, welcher letztere, obwohl linksdrehend, rechtsdrehendes Glykogen liefert (Luchsinger, Voit), dagegen nicht Mannit (Luchsinger) und Inosit (Külz). Von nicht zuckerartigen Substanzen sind wirksam Glycerin (Weiss), Leim (Woroschiloff); vom Eiweiss existiren neben vielen negativen auch positive Angaben. Diese Substanzen könnten, ausser Eiweiss, wegen ihrer Verwandtschaft mit Zucker (Kohlehydrate, Glycerin) oder ihrer Glukosidnatur (Leim?) direkt sich in Glykogen verwandeln: die Glykogenbildung könnte dann als assimilatorischer Akt betrachtet werden (p. 219), welcher den Nahrungszucker fixirt und in eine für andere Zwecke des Organismus verwendbare Form überführt. — Gegen diese Anschauung wird hauptsächlich die (zweifelhafte) Glykogenbildung aus Eiweiss angeführt und behauptet, dass das Glykogen ein normales Umsatzprodukt des Eiweisses im Organismus sei.

Betrachtet man ausschliesslich die Eiweissstoffe als Quelle des Glykogens, so muss man zu gewagten Hypothesen schreiten, z. B. dass das aus Eiweiss beständig hervorgehende Glykogen der Oxydation anheimfalle, wenn nicht andere leicht oxydirbare Substanzen, wie Kohlehydrate, Glycerin, dem Körper zugeführt werden (Weiss). Allein einerseits ist die leichte Verbrennlichkeit des Zuckers im Organismus durchaus streitig, andrerseits wirken nicht alle leicht oxydirbaren Substanzen Glykogen ansetzend (z. B. nicht das milchsaure Natron, Luchsinger). Auch kann mehr Glykogen angesetzt werden, als das gleichzeitig zersetzte Eiweiss (dessen Grösse aus den Exkreten zu ermitteln ist, Kap. V.) überhaupt zu liefern im Stande wäre (Voit & Lehmann). Besonders beweisend für die direkte Glykogenbildung aus Zucker ist die Thatsache, dass Zufuhr von Glycerin und Zucker nur dann Glykogenansatz bewirkt, wenn die Substanzen der Leber direkt durch die Pfortader zugeführt werden; in andere Gefässgebiete gebracht gehen sie in den Harn über (Luchsinger, Schöpffer). Sollte also auch Glykogen aus Eiweiss entstehen können, so ist doch daneben eine direkte Bildung aus Zucker höchst wahrscheinlich. Bei reichlichem Genuss von Kohlehydraten zeigt sich die Assimilationsfähigkeit

des Organismus nicht ausreichend; es geht Zucker in den Harn über; für den Hund liegt die „Assimilationsgrenze“ bei 2—2½ grm. Traubenzucker pro Kilo Thier, bei Rohrzucker höher, bei Milchzucker niedriger (Hofmeister).

Der Ursprung des Muskelglykogens (welches übrigens beim Hungern weit später schwindet, als das Leberglykogen, Külz) scheint nicht ausschliesslich in der Leber zu liegen; auch entleberte Frösche zeigen eine Zunahme des Glykogengehalts der Muskeln durch Zuckerinjektionen unter die Haut (Külz; für Warmblüter ist der analoge Vorgang zweifelhaft, Laves).

Noch weniger als über den Ursprung weiss man über das Schicksal des Leberglykogens. Nach der älteren Anschauung (Bernard) sollte es in Zucker übergehen, und dieser im Blute verbrannt oder durch den Harn ausgeschieden werden (vgl. auch unten, Diabetes). Wahrscheinlicher ist es, dass es ein wichtiger Nährstoff für viele Organe ist, z. B. die Muskeln. Vermuthlich wird es denselben in Gestalt von Zucker zugeführt, in welchen es nach Massgabe des Bedürfnisses in der Leber verwandelt und aus welchem es in den Organen regenerirt wird.

c. Der Diabetes.

Während der Zuckergehalt des normalen Harns gering und zweifelhaft ist, giebt es eine Krankheit, bei welcher der Harn bis 4—12 pCt. Zucker enthält, und wegen zugleich stark vermehrter Harnmenge bis über 300 grm. Zucker in 24 Stunden ausführt, der Diabetes oder die Glykosurie.

Künstlich wird dieser Zustand auf einige Stunden erzeugt durch den Zuckerstich (Piqûre), eine mediane Verletzung am Boden des vierten Ventrikels, etwa in der Mitte zwischen Akustikus- und Vagusursprung (Bernard); weiter nach vorn macht die Verletzung nur Polyurie ohne Zuckerausscheidung (Diabetes insipidus), weiter nach hinten Zuckerharn ohne Polyurie. Ausserdem sind diabetische Zustände beobachtet bei Reizung des centralen Vagusendes (Bernard, Eckhard), des Depressor (Filehne, Laffont), beliebiger sensibler Nerven (Külz), nach Durchschneidung der vasomotorischen Bahnen der Leber (Schiff, Cyon & Aladoff), besonders der Splanchnici (v. Gräfe, Eckhard, übrigens nicht konstant), Exstirpation des Plexus coeliacus (Lustig), auch nach Durchschneidung der Vagi (Eckhard u. A.), der Ischiadici (Külz), bei gewissen Vergiftungen (Kurare, Amylnitrit, Morphin, Phloridzin, bei Fröschen auch Strychnin), bei Einflössung sehr verdünnter Salzlösungen in die Blutgefässe (Bock & Hofmann), end-

lich nach vollständiger Exstirpation des Pankreas (v. Mering & Minkowski).

Die diabetische Zuckerausscheidung ist, ähnlich wie der Glykogengehalt der Leber, sehr von der Nahrung abhängig; sie schwindet fast vollkommen, wenn letztere von Kohlehydraten frei ist (Pavy). Der Zuckerstich (und ebenso die Kurarevergiftung) macht bei glykogenlosen Hungerthieren keine Zuckerausscheidung, dagegen tritt solche auf Zuckerzufuhr ein, während der Glykogenansatz in der Leber ausbleibt (Hermann & Dock, Luchsinger). Die nächstliegende Deutung des Diabetes ist also die Annahme einer Veränderung der Leber und anderer Organe, durch welche deren Fähigkeit Zucker durch Umwandlung in Glykogen festzuhalten verloren geht, und schon vorhandenes Glykogen sich in Zucker verwandelt. Auch wenn Zucker aus Eiweiss entstehen kann, müsste doch angenommen werden, dass im Diabetes das Assimilationsvermögen für Zucker aufgehoben ist.

Der Diabetes durch Phloridzin (v. Mering) tritt auch bei entleberten Thieren, ferner auch nach langem Hungern, bei glykogenfreien Organen, auf, woraus auf Zuckerbildung aus Eiweiss oder Fetten zu schliessen wäre. Die als Ursache des Diabetes in der Mehrzahl der Fälle anzunehmende Veränderung der Leber wird vielfach auf blosse Gefässerweiterung zurückgeführt (Bernard, Schiff) und die Zuckerstichstelle mit Bezirken des Gefässcentrums identifizirt. Zweifelhaft ist, ob die Erweiterung auf Lähmung verengernder oder Reizung erweiternder Nerven beruht; beides scheint nach den obigen Versuchen vorzukommen. Die gleichzeitige Vermehrung der Harnmenge wird auf Gefässerweiterung der Nieren zurückgeführt, deren Eintritt von der Lage des Stiches abhängt (s. oben). Die Wirkung der Gefässerweiterung könnte darauf beruhen, dass das Blut so rasch die Leber durchströmt, dass der Zucker nicht zur Umwandlung in Glykogen Zeit findet (Luchsinger); doch reicht diese Annahme wegen des Verschwindens vorhandenen Glykogens nicht aus, sondern es muss auch eine Fermentbildung durch die Cirkulationsänderung vermuthet werden (Schiff). Für den Diabetes durch Injektion verdünnter Salzlösungen kann eine Zerstörung von Blutkörperchen an der Fermentbildung betheiligt sein (vgl. p. 220); das Ferment geht hier mit in den Harn über (Plósz & Tiegel). — Gewisse Gifte, z. B. Arsenik, vernichten die Fähigkeit der Leberzellen, Glykogen zu bilden (Salkowski); in Folge dessen geht injizirter Zucker in den Harn über (W. L. Lehmann, Luchsinger). Aehnlich wirkt Unterbindung des Ductus choledochus auf die Leber (Wickham Legg, v. Wittich). Der Kurarediabetes wird meist auf Gefässerweiterung zurückgeführt; indess tritt er auch an entleberten Fröschen ein wie der Phloridzindiabetes (Langendorff); der Strychnindiabetes der Frösche (Schiff) ist an die Leber gebunden und beruht auf Reizung (Gürtler). Durch Pankreasexstirpation werden nur Säugethiere diabetisch (nach Aldehoff auch Schildkröten und Frösche); Erhaltung eines kleinen Pankreasstückes oder Implantation eines solchen verhindert den Diabetes; die Leber ist stark verfettet (v. Mering & Minkowski u. A.).

Der pathologische Diabetes ist noch mit zahlreichen anderen Stoffwechselver-

änderungen verbunden: z. B. enthält der Harn häufig β-Oxybuttersäure (Minkowski), ferner Aceton (Jaksch), wahrscheinlich nur als Zersetzungsprodukt der ersteren, endlich viel Ammoniak (Hallervorden); letzteres vermuthlich durch die Säuremengen von der Harnstoffbildung zurückgehalten (vgl. p. 166 f.). Das Blut ist relativ arm an Kohlensäure, wahrscheinlich in Folge verminderten Alkaligehaltes (Minkowski).

Fünftes Kapitel.

Der Stoffwechsel des Gesammt-Organismus.

Die speziellen Umsetzungen der Stoffe im Organismus sind, wie die vorstehenden Kapitel ergeben, erst zum geringsten Theile aus direkten Ermittelungen bekannt; durch die Untersuchung des stofflichen Verkehrs des Körpers mit der Aussenwelt lässt sich jedoch eine summarische Vergleichung der Einnahmen und Ausgaben gewinnen, welche Rückschlüsse auf die Umsetzungen im Organismus gestattet. Ein auf diesem Wege gewonnenes Resultat, nämlich dass im Organismus hauptsächlich Oxydationen stattfinden, ist schon in der Einleitung erwähnt worden. Die Ermittelungen über den äusseren Stoffverkehr haben aber ausserdem, wegen ihrer Beziehungen zu den Fragen der Ernährung, Ventilation, Exkrementabfuhr u. dgl., unmittelbare praktische Bedeutung.

Für jede vollständige Stoffwechselbeobachtung müssen Einnahmen und Ausgaben genau nach Menge und elementarer Zusammensetzung, und ebenso die Veränderungen des Körpergewichts ermittelt werden. Es ist klar, dass letztere gleich der Differenz zwischen Einnahme und Ausgabe sein müssen, und ebenso für jedes einzelne Element Gewinn oder Verlust des Körpers aus der Differenz seines Betrages in Einnahme und Ausgabe sich ergiebt.

Brauchbare Versuche müssen sich auf eine grössere Anzahl von Tagen erstrecken, weil die Einnahmen und Ausgaben zum Theil in Intervallen stattfinden, so dass ihre Zugehörigkeit zu einzelnen Perioden nicht mit Sicherheit anzugeben ist. Die Einnahmen (Nahrung) wählt man meist von ganz gleichmässiger und genau bekannter Zusammensetzung. Von den Ausgaben wird die respiratorische nach den p. 114 ff. angegebenen Methoden, Harn und Koth durch genaues Aufsammeln und Analysiren bestimmt. Die Ausgabe durch Hornverluste (Haare, Epidermis etc.), sowie durch Schweiss kann in der Regel vernachlässigt werden; Milch und ähnliche progeniale Ausgaben kommen nur ausnahmsweise vor. Die tägliche Hornausgabe eines Mannes beträgt etwa (Moleschott) an Haaren 0,2 g, Bart und Nägel 0,06 g, Epidermis (wahrscheinlich zu viel) 14,4 g; die entsprechenden N-Mengen wären 0,03, 0,008 und 2,10 g.

Geschichtliches. Die Idee, dass sich durch Wägung eine Bilanz von Einnahme, Ausgabe und Bestandänderung herausstellen müsse, war schon im 17. Jahrhundert, und früher, geläufig, und führte u. A. SANCTORIUS um 1600 zu der Erkenntniss, dass ausser Harn und Koth noch eine viel beträchtlichere unmerkliche Stoffausgabe (Perspiratio insensibilis) stattfinden müsse, d. h. die durch Lungen und Haut. Stoffwechsel-Untersuchungen im jetzigen Sinne sind aber erst im zweiten Drittel dieses Jahrhunderts angestellt worden. Eine einigermassen vollständige Uebersicht der Einnahmen und Ausgaben war erst nach der vollständigen Aufdeckung des respiratorischen Stoffwechsels (vgl. p. 106), sowie nach Kenntniss der wesentlichen Bestandtheile des Harns etc. und ihrer elementaren Zusammensetzung denkbar, und die ersten wirklichen Stoffwechselgleichungen wurden von BOUSSINGAULT, SACC, VALENTIN, BARRAL, DALTON, LIEBIG zwischen 1840 und 1850 gewonnen. Die wichtige Entdeckung der spezielleren Bedeutung des Umsatzes stickstoffhaltiger Theile im Organismus und seiner Beziehung zur Harnstoffausscheidung verdankt man hauptsächlich LIEBIG, BISCHOFF und VOIT. Die Untersuchungen über das andere Hauptprodukt des Stoffwechsels, die Kohlensäure, sind p. 106 erwähnt.

1. Die Maasse des Stoffverbrauches.

Wir geben hier zwei Beispiele der Haushaltsbilanz für Mensch und Hund, beide bei reichlicher Ernährung (nach PETTENKOFER & VOIT).

1. Kräftiger Mann. Anfangsgewicht 69,290, Endgewicht 69,550 Kilo.

Gramm in 24 Stunden.		Wasser	C	H	N	O	Asche
Einnahmen:							
Fleisch	139,7	79,5	31,3	4,3	8,50	12,9	3,2
Eiweiss	41,5	32,2	5,0	0,7	1,35	2,0	0,3
Brod	450,0	208,6	109,6	15,6	5,77	100,5	9,9
Milch	500,0	435,4	35,2	5,6	3,15	17,0	3,6
Bier	1025,0	961,2	25,6	4,3	0,67	30,6	2,7
Schmalz	70,0	—	53,5	8,3	—	8,1	—
Butter	30,0	2,1	22,0	3,1	0,03	2,8	—
Stärke	70,0	11,0	26,1	3,9	—	29,0	—
Zucker	17,0	—	7,2	1,1	—	8,7	—
Salz	4,2	—	—	—	—	—	4,2
Wasser	286.3	286,3	—	—	—	—	—
Inspirirter Sauerstoff . .	709,0	—	—	—	—	709.0	—
		2016,3 =	—	224,0	—	1792,3	—
Summe der Einnahmen .	3342,7		315,5	270,9	19.47	2712,9	23,9
Ausgaben:							
Harn	1343,1	1278,6	12,60	2,75	17,35	13,71	18,1
Koth	114,5	82,9	14.50	2,17	2,12	7,19	5,9
Exspiration	1739,7	828,0	248,60	—	—	663,10	—
		2189,5 =	—	243,30	—	1946,20	—
Summe der Ausgaben .	3197.3		275,70	248,22	19,47	2630,20	24,0
Differenz Einn. minus Ausgabe	+ 145,3	—	+39,8	+22,7	0	+ 82,7	—0,1

2. Hund von 33 Kilo:

Gramm in 24 Stunden.	Wasser	C	H	N	O	Asche
Einnahmen:						
Fleisch 1500,0	1138,5	187,8	25,9	51,0	77,2	19,5
Inspirirter Sauerstoff . . 486,6	—	—	—	—	486,6	—
	1138,5 =	—	126,5	—	1012,0	—
Summe der Einnahmen . 1986,6		187,8	152,4	51,0	1575,8	19,5
Ausgaben:						
Harn 1061,0	920,5	30,3	7,9	50,3	35,9	16,1
Koth 40,1	28,8	4,9	0,7	0,7	1,5	3,4
Exspiration 910,6	365,3	149,3	1,5	—	394,5	—
	1314,6 =	—	146,1	—	1168,5	—
Summe der Ausgaben . 2011,7		184,5	156,2	51,0	1600,4	19,5
Differenz Einn. minus Ausgabe — 25,1		+ 3,3	—3,8	0	—24,6	0

Man sieht aus den Tabellen, dass der im Körper verbrauchte Kohlenstoff zum bei weitem grössten Theile (90,2 pCt. beim Menschen, 80,9 pCt. beim Hunde) in der exspirirten Kohlensäure, der verbrauchte Stickstoff aber fast ganz im Harn (und zwar in dessen Harnstoff), gänzlich aber im Harn und Koth wiederscheint. Kohlensäure und Harnstoff sind also die wichtigsten Maasse des Stoffverbrauches, und zwar kann die Kohlensäure als Maass des Verbrauchs organischer (kohlenstoffhaltiger) Substanzen überhaupt, Harnstoff als das Maass des Verbrauchs stickstoffhaltiger Substanzen, besonders als Maass des Eiweisskonsums im Organismus betrachtet werden; genauer gilt als solches der gesammte Stickstoffgehalt in Harn und Koth. Berechnet man aus letzterem das zersetzte Eiweiss, und erscheint in den Exkreten mehr Kohlenstoff als dem zersetzten Eiweiss entspricht, so muss noch eine andere kohlenstoffhaltige Substanz zersetzt sein, welche der Hauptmasse nach nur Fett sein kann; umgekehrt schliesst man, wenn die Exkrete weniger Kohlenstoff enthalten, als dem Eiweissverbrauch entspricht, auf einen Fettansatz (Voit).

Der alte Streit, ob bei gleichbleibendem Körpergewicht sämmtlicher aufgenommene Stickstoff in den sensiblen Exkreten (besonders Harn und Koth) wiedererscheint (Voit u. A.), oder ob ein sog. Stickstoff-Defizit existirt (Seegen), welches zur Annahme einer respiratorischen Stickstoff-Ausscheidung zwingen würde (vgl. p. 116), scheint jetzt zu Gunsten der ersten Alternative entschieden; speciell für sehr eiweissreiche Kost wird noch das Vorhandensein eines Stickstoff-Defizits behauptet (Stohmann). Beim Schwitzen tritt natürlich wegen der Stickstoff-Ausgabe durch den Schweiss ein scheinbares Stickstoff-Defizit ein (Leube).

2. Einfluss der Nahrung auf den Stoffverbrauch.

a. Der Hungerzustand.

Bei vollständigem Nahrungsmangel leben Thiere und Menschen noch längere Zeit. Der Hungertod oder die Inanition tritt um so später ein, je wohlgenährter der Organismus im Beginn des Hungerns ist; die Winterschläfer, welche normal einen sehr langen Hungerzustand durchmachen, sind im Beginn desselben stark gemästet, am Schluss ungemein abgemagert. Fleischfresser vertragen den Hunger länger als Pflanzenfresser, vermuthlich weil der Hungerzustand, in welchem vom eigenen Leibe gezehrt wird, der Fleischnahrung verwandter ist (beim Hunde ist 60tägiger Hunger beobachtet, Falck). Junge magere Tauben erliegen schon nach Verlust von $^1/_4$ ihres Körpergewichts (nach 3 Tagen), ältere fette dagegen erst nach Verlust der Hälfte (nach 13 Tagen) (Chossat).

Da die einzige Stoffaufnahme beim Hungern in dem eingeathmeten Sauerstoff besteht, welcher unmittelbar in der ausgeathmeten Kohlensäure grösstentheils wiedererscheint, ist nothwendig schon durch den Kohlenstoff der letzteren, ausserdem aber durch die fortdauernde Harnabsonderung (im Anfang wird auch Koth entleert) eine beständige Abnahme des Körpergewichtes bedingt. Die Ausgaben vermindern sich jedoch von Tag zu Tag, d. h. die mangelnde Zufuhr vermindert den Stoffverbrauch. Die Abnahme betrifft sowohl die Kohlensäure- als die Harnstoffausscheidung, dagegen fast gar nicht die Sauerstoffaufnahme (Finkler). Bei Pflanzenfressern nimmt jedoch der Harnstoff im Anfang zu, und der Harn wird wie bei Fleischnahrung (s. oben) sauer. Die Abnahme des Verbrauches erklärt sich zum Theil aus derjenigen der Leistungen: Temperatur-, Puls- und Athemfrequenz nehmen ab, und jede entbehrliche Muskelanstrengung wird vermieden.

In Folge der Abnahme der Ausgaben sinkt das Körpergewicht in einer Kurve von abnehmender Steilheit. Auch die Ausgaben selber nehmen nicht gleichmässig, sondern anfangs rascher ab, besonders die Harnstoffausscheidung, wodurch die Gewichtskurve gleichmässiger abfällt, als es sonst der Fall wäre.

Sehr verwickelt sind die Umsatzprozesse während des Hungerns, wenn reichlicher Fettvorrath vorhanden ist (s. oben). Die Stickstoffausfuhr (der Eiweissverbrauch) kann dann längere Zeit konstant bleiben ja sogar zunehmen (Falck). Letzteres tritt namentlich zu der Zeit ein, wo die Fettzersetzung wegen Erschöpfung des Vorrathes fast aufgehört hat (Rubner, Kuckein).

In der Leiche zeigt sich der Gewichtsverlust der einzelnen Körpertheile durchaus verschieden; am meisten geschwunden ist der Fettinhalt des Fettgewebes, oder kurzweg das Fett (Verlust 91—93 pCt.); weniger geben ab die Baucheingeweide und die Muskeln, und zwar die häufig gebrauchten weniger als die unthätigen; fast nichts dagegen das Gehirn, etwas mehr das Rückenmark. Das Blut und besonders dessen Hämoglobingehalt behält annähernd sein Verhältniss zum Körpergewicht. Dieser ungleiche Verlust deutet darauf hin, dass durch Vermittlung des Blutes zwischen den verschiedenen Organen eine gewisse intermediäre Aushülfe mit Material stattfindet, dass die wichtigeren Organe reichlicher versorgt werden. Im Blute selbst nimmt das Hämoglobin weit weniger ab als die übrigen festen Bestandtheile (Hermann & Groll).

Bei unzureichenden Nahrungsmengen tritt ein langsameres Verhungern ein, dessen Gang, soweit bekannt, dem der vollständigen Inanition gleich ist.

b. Zufuhr von Eiweiss allein.

Fleischfresser lassen sich durch blosses Eiweiss, z. B. ausgelaugtes Fleischpulver, mit Wasser, am Leben erhalten. Die wichtigsten Resultate der so angestellten Versuche sind folgende (Bischoff & Voit, Pettenkofer & Voit): 1. Die Stickstoffausscheidung ist um so grösser, je grösser die täglich zugeführte Eiweissmenge, der Eiweissverbrauch ist also von der Eiweisszufuhr abhängig. 2. Wird eine bestimmte Eiweisskost längere Zeit unterhalten, so setzt sich der Organismus mit derselben nach einiger Zeit ins Gleichgewicht, so dass nunmehr die Einnahme und Ausgabe von Stickstoff sich gleich sind. Ist das frühere Kostmaass ein kleineres gewesen, so wächst die Ausgabe nicht augenblicklich, sondern allmählich mit abnehmender Steilheit; während dieser Zeit überschreitet also die Einnahme die Ausgabe, der Organismus nimmt daher bis zur Herstellung des neuen Gleichgewichtszustandes an Eiweiss („Fleisch") und an Gewicht zu. Umgekehrt nehmen nach dem Uebergang zu einem kleineren Kostmaass die Ausgaben nicht augenblicklich, sondern mit abnehmender Steilheit ab, so dass bis zum Gleichgewicht die Ausgaben die Einnahmen überschreiten, also der Körper an Fleisch und Gewicht abnimmt. Jedem Kostmaass entspricht also ein anderer Fleischbestand (und Kräftezustand) des Thieres. Der Hungerstoffwechsel (s. oben) passt in dieses Schema; nur wird hier ein Gleichgewichtszustand begreiflicherweise nicht erreicht. 3. Auch die respiratorischen Grössen (O, CO_2) wachsen mit der Eiweisszufuhr. Die

Berechnung des Fettverbrauchs (p. 226) ergiebt, dass die Eiweisszufuhr nicht allein den beim Hunger stattfindenden Fettverbrauch vermindern, sondern auch, wenn sie sehr bedeutende Grössen erreicht, einen Fettansatz bewirken kann.

Das Schema Fig. 28 diene zur Veranschaulichung des sub 2 Gesagten. Die Abscissen *AA'* bedeuten Zeiten, die Ordinaten der starken Kurve das Körpergewicht oder dessen Eiweissbestand, die der feinen Kurve die Grösse der täglichen Ausgabe, die der punktirten die Grösse der täglichen Einnahme. Die Einnahme wird zur Zeit *a* plötzlich vergrössert, zur Zeit *c* plötzlich vermindert, zur Zeit *e* Null.

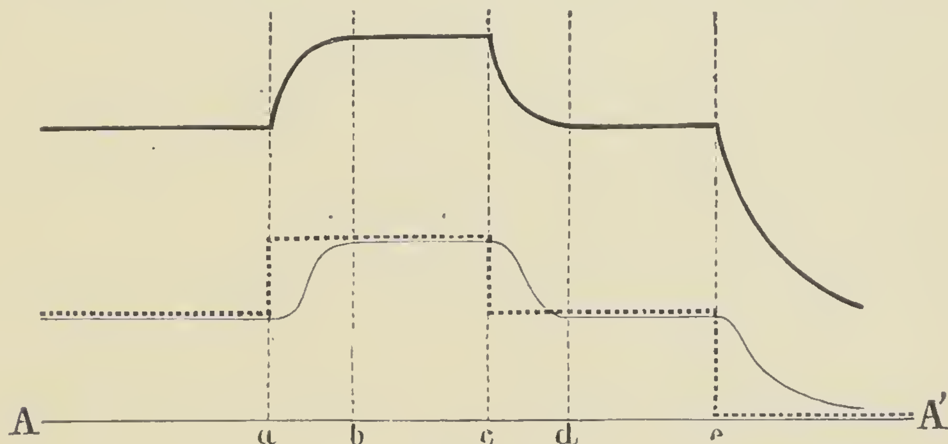


Fig. 28.

Aa, *bc*, *de* sind Gleichgewichtszustände, *ab* Ausgleichungsperiode mit Zunahme der Ausgaben und des Bestandes, *cd* Ausgleichungsperiode mit Abnahme der Ausgaben und des Bestandes, *eA'* Hungerperiode, ebenfalls mit Abnahme beider. Die Veränderung des Bestandes ist natürlich an jedem Tage gleich der Differenz zwischen Einnahme und Ausgabe.

c. Zufuhr von Leim oder Kollagen allein.

Bei blosser Leimnahrung gehen die Thiere unter Gewichtsabnahme zu Grunde, jedoch weit weniger schnell als beim Hungern. Die Stickstoffausfuhr ist stets grösser als dem zugeführten Leim entspricht. Man schliesst hieraus, dass der Leim zerstört wird, und den Eiweisskonsum nicht verhindern, wohl aber vermindern kann; auch der Fettverbrauch ergiebt sich etwas geringer als beim Hungern (Voit). Aehnlich wie Leim soll auch Asparagin eiweisssparend wirken (Weiske, Zuntz), was aber bestritten wird (Voit).

d. Zufuhr von Fetten oder Kohlehydraten allein.

Blosse N-freie Nahrung wirkt kaum anders als vollständiges Hungern. Die Stickstoffausscheidung ist dieselbe wie beim Hungern (Frerichs), der Eiweisskonsum wird also durch blosse Fett- oder Kohlehydratzufuhr nicht beeinflusst. Die Fettzersetzung geht ebenfalls so wie beim Hungern vor sich, jedoch findet bei genügend grosser Zufuhr kein Fettverlust des Körpers mehr statt (Voit).

e. Zufuhr von Eiweiss mit Fetten oder Kohlehydraten.

Durch den Zusatz N-freier organischer Nährstoffe zur Eiweisskost wird der Eiweisskonsum vermindert (Bischoff, Botkin, Voit), so dass dem gleichen Eiweisskostmaass ein höherer Körperbestand entspricht, als ohne den N-freien Zusatz, und der letztere, zu einer bestehenden Eiweisskost hinzukommend, einen Fleischansatz hervorbringt; umgekehrt genügt zur Erhaltung eines gewissen Fleischbestandes eine geringere Eiweisskost mit, als ohne Fett- oder Stärkezusatz.

100 Theile Fett sind in dieser Hinsicht äquivalent etwa 240 Theilen Kohlehydrat und ersparen etwa 211 Theile Eiweiss; diese Zahlen sind annähernd umgekehrt proportional den Verbrennungswärmen (s. Kap. VI.), woraus sich ergiebt, dass der Werth der Hauptnährstoffe etwa nach ihrer Verbrennungswärme zu bemessen ist (Rubner), wobei indess zu berücksichtigen ist, dass ein gewisses Eiweissquantum überhaupt nicht vertretbar ist (s. sub d).

Bei Zusatz von Fett oder Kohlehydrat zum Eiweiss findet nicht allein eine Verminderung des Fettverlustes, sondern schon bei mässigen Gaben ein Fettansatz statt, welcher sich nicht allein aus der Rechnung, sondern auch durch die sichtbare Zunahme des Fettkörpers ergiebt. Ueber den Modus des Fettansatzes s. unten sub 7.

Dieselbe Wirkung wie Fette haben auch die Fettsäuren (vgl. p. 219), und anscheinend auch das Glycerin (Arnschink, Munk).

f. Einfluss der Wasser- und Salzzufuhr.

Die zugeführten Wassermengen gehen nicht einfach durch den Körper hindurch (vgl. p. 168), sondern haben möglicherweise auch Einfluss auf den Stoffumsatz; vermehrte Wasserzufuhr steigert die Harnstoffausscheidung, jedoch nur wenn sie die Harnmenge vermehrt, nicht wenn sie zum Ersatz von Wasserverlust durch Schweiss etc. dient. Ob diese Steigerung von vermehrtem Eiweisskonsum (Voit), oder nur von beschleunigter Wegspülung vorhandenen Harnstoffs herrührt (Bidder & Schmidt, J. Meyer), ist noch nicht entschieden; für ersteres spricht die anhaltende Vermehrung bei dauernd hoher Wasserzufuhr. Bei vollständiger Entziehung des Wassers, d. h. auch des in den festen Nahrungsmitteln enthaltenen (Schuchardt), nehmen die Thiere sehr bald auch nichts Festes, bei Entziehung aller festen Nahrung (Bischoff & Voit, Chossat) sehr bald auch kein Wasser mehr auf, so dass beides de facto dem vollständigen Hungern gleichkommt.

Die Zufuhr der die Asche der Gewebe, und namentlich der Exkrete, bildenden Salze ist fast so unentbehrlich wie die des Wassers: bei Fütterung mit ausgelaugten Nahrungsmitteln (Salzhunger) gehen die Thiere in wenigen Wochen unter Erscheinungen von Schwäche und

Lähmung zu Grunde (FORSTER). Dabei nimmt die Ausscheidung von Salzen stark ab, und hört zum Theil ganz auf, und zwar zu einer Zeit, wo die Gewebe noch grosse Mengen der betr. Salze enthalten. Mangelnde Kalkzufuhr soll Knochenbrüchigkeit hervorbringen (CHOSSAT), und macht bei jugendlichen Thieren Rachitis (E. VOIT); mangelnde Eisenzufuhr bewirkt Hämoglobinmangel, Blässe etc. (v. HÖSSLIN).

Die Aschensalze, sowie das Eisen (vgl. auch p. 179), die Kieselsäure etc., werden als natürliche Bestandtheile der Nahrungsmittel und des Trinkwassers aufgenommen. Als besonderer Stoff wird nur das Kochsalz genossen, von dessen Menge die Harnstoffausscheidung in ähnlicher Weise abhängig ist wie vom Wassergenuss, vielleicht weil Salzgenuss auch den Wassergenuss steigert. Ob die Kochsalzzufuhr den Eiweissumsatz beschränkt, ist streitig.

Auch von vielen anderen Salzen, z. B. Salpeter, Borax, essigsaures und phosphorsaures Natron, Salmiak, kohlensaures Ammoniak, ist bei grösseren Dosen eine Steigerung der Harnstoffausscheidung nachgewiesen; vom Glaubersalz ist eine Verminderung behauptet (SEEGEN), welche jedoch bestritten wird (VOIT); neuerdings wird sogar Vermehrung angegeben (ZUNTZ & v. MERING). Auch essigsaures und phosphorsaures Natron sollen vermindernd wirken (J. MEYER). Vom kohlensauren Natron wird die Vermehrung ebenfalls bestritten (A. OTT) und behauptet (J. MEYER).

Von anderen Stoffen mag hier noch Folgendes angeführt werden. Die Wirkung des Alkohols ist sehr streitig; nach der Mehrzahl der Angaben scheinen kleine Dosen die Stickstoff- und Kohlensäureausscheidung zu vermindern, grosse beide zu steigern. Chinin vermindert den Stoffverbrauch (SCHULTE), was aber bestritten wird (OPPENHEIM); ersteres wird auch von anderen sog. antipyretischen Substanzen behauptet. Benzoësaures und salicylsaures Natron werden als steigernd bezeichnet (H. VIRCHOW). Von arseniger Säure wird ebenfalls eine Herabsetzung der N- und CO_2-Ausscheidung behauptet (SCHMIDT & STÜRZWAGE), aber bestritten (VOIT). Aehnliches gilt von Kokain, Kaffee, Thee, Quecksilbersalzen etc. Phosphor steigert die N-Ausscheidung, vermindert dagegen die CO_2-Ausscheidung, vielleicht wegen Fettablagerung. Die Wirkung der Opiumalkaloide ist durchaus streitig. — Ueber Einfluss der Nahrung auf den Gaswechsel s. unten sub 6.

3. Einfluss der Athmung auf den Stoffverbrauch.

Die Angabe, dass die Energie der Athembewegungen auf den Stoffwechsel direkt einwirke, hat sich durch neuere Versuche als unrichtig erwiesen; die gesteigerte Ventilation kann zwar momentan durch Aenderung des Gasgehaltes im Blute eine gewisse Vergrösserung der O-Aufnahme und CO_2-Ausscheidung bewirken, aber nicht auf die Dauer. Während bestehender Apnoe (p. 135) ist die Sauerstoffaufnahme nicht grösser als sonst (PFLÜGER mit FINKLER & OERTMANN). Anhaltend verminderte Sauerstoffzufuhr (z. B. durch langsame Kohlenoxydvergiftung, Aufenthalt in stark verdünnter Luft u. dgl.) von

der man früher annahm, dass sie den Umsatz vermindere, oder wenigstens zur Ausfuhr unoxydirten Materials (Zucker, Milchsäure etc.) führe, vermindert nicht nur nicht den Eiweissumsatz (Senator), sondern vergrössert ihn sogar (Fränkel, Levy, Fränkel & Geppert). Da jedoch nach neueren Versuchen verminderter Sauerstoffgehalt der geathmeten Luft die Sauerstoffaufnahme und auch die Kohlensäureausgabe vermindert (Zuntz & Kempner), so ist anzunehmen, dass der gesteigerte Eiweisskonsum durch Verminderung anderer Verbrennungen überkompensirt wird. Vermehrter Sauerstoffgehalt der Luft lässt keine Vermehrung des Umsatzes erkennen (Lukjanow).

4. Einfluss der Temperatur auf den Stoffverbrauch.

Bei Kaltblütern steigt der respiratorische Gaswechsel mit der Temperatur; bei Fröschen z. B. ist der Umsatz bei 1⁰ nahezu Null, bei 36⁰ gleich demjenigen der Warmblüter (Moleschott, Regnault & Reiset, Pflüger & Schulz). Warmblüter verhalten sich nur dann ebenso, wenn ihre Eigenwärme sich mit der umgebenden Temperatur ändert, d. h. wenn ihre Regulationsgrenzen (vgl. Kap. VI.) überschritten werden (Ludwig & Sanders-Ezn, Erler), oder wenn durch Rückenmarksdurchschneidung, Kurarisirung u. dgl. gewisse nervöse Einflüsse beseitigt sind (Pflüger, Velten). Innerhalb der Regulationsgrenzen dagegen ist der Gaswechsel um so grösser, je niedriger die Temperatur (Crawford, Lavoisier, Berthollet, Vierordt, Liebermeister, Pflüger mit Röhrig, Zuntz, Colasanti und Finkler).

Hieraus ist zu schliessen, dass die thierischen Umsetzungen, sobald die Gewebe sich selbst überlassen sind, dem allgemeinen Naturgesetze folgen, dass die Wärme die chemischen Prozesse beschleunigt. Beim Warmblüter sind jedoch entgegengesetzt wirkende Einrichtungen vorhanden, und zwar durch Vermittelung des Nervensystems (Pflüger). Höchstwahrscheinlich bildet die Haut, vermöge ihres Temperatursinns, den Angriffspunkt dieses Einflusses, und die ihn vermittelnden Organe sind in erster Linie die Muskeln (vgl. Kap. VI.). Der Eiweissverbrauch wird durch die Temperatur beim Warmblüter nicht verändert (Liebermeister, Senator, Voit). Ueber das Fieber und dessen Theorie s. Kap. VI.

5. Einfluss der Leistungen auf den Stoffverbrauch.

Schon in der Einleitung ist ausgeführt, dass jede Arbeitsleistung mit einem Stoffumsatz verbunden sein muss. Direkt ist in dieser Hinsicht Folgendes für den Umsatz des Gesammtorganismus festgestellt:

1. Die Muskelarbeit steigert sowohl den Sauerstoffver-

brauch als die Kohlensäurebildung (Lavoisier & Séguin, Vierordt, Scharling, Regnault & Reiset), also den Stoffverbrauch im Allgemeinen. Der respiratorische Quotient wird durch Arbeit erhöht, was aber neuerdings bestritten wird (Loewy, Katzenstein).

2. Die Frage, ob auch der Eiweissverbrauch durch Muskelarbeit gesteigert wird, ist bis in die neueste Zeit streitig, und wird bei der Muskelphysiologie (Kap. VII.) erörtert werden.

Die Schwefel- und Phosphorsäure-Ausscheidung wird nach mehreren Autoren durch Arbeit erhöht.

3. Im Schlafe, wo die Bewegungen auf ein Minimum reduzirt sind, ist der Gaswechsel bedeutend herabgesetzt (Scharling, Pettenkofer & Voit u. A.), ohne Aenderung der Harnstoffausscheidung; ferner ist er beim Aufenthalt im Lichte grösser als im Dunklen (Moleschott, Pflüger & v. Platen u. A., bestritten von C. A. Ewald); ausser den Retinareizen wirken auch Hautreize, z. B. Salzbäder, Senfteige, erhöhend (Röhrig & Zuntz, Paalzow), und der oben sub 4 erwähnte analoge Einfluss der Kälte gehört wahrscheinlich ebenfalls hierher; man vermuthet, dass alle diese Einflüsse lediglich durch die Muskeln vermittelt werden. Ein Einfluss geistiger Arbeit auf den Stoffumsatz ist bisher nicht genügend experimentell festgestellt, und wird in Abrede gestellt (Speck).

Der erwähnte Einfluss des Lichtes soll auch nach Exstirpation der Augen, also durch Wirkung auf die Haut, noch merklich sein, und sogar am Gaswechsel ausgeschnittener Gewebe auftreten; rothes Licht soll weniger wirksam sein als blaues, violettes und weisses (Moleschott & Fubini). Besonders soll im Dunkeln die Hämoglobinmenge abnehmen (Graffenberger). Im Dunkeln sollen Tauben den Hungerzustand länger ertragen (Aducco).

6. Einige andere Einflüsse auf den Stoffverbrauch.

Die Vergleichung des Stoffumsatzes verschiedener Thiere für gleiche Zeiten und Thiergewichte ergiebt einen grossen Einfluss der Thierart; es existiren jedoch fast nur über den Gaswechsel brauchbare Vergleichswerthe. Im Allgemeinen haben grössere Thiere geringeren Gaswechsel, Warmblüter grösseren als Kaltblüter, Vögel grösseren als Säugethiere (vgl. die Tabelle p. 116).

Ferner ergiebt sich aus zahlreichen Vergleichungen, dass Alter und Geschlecht grossen Einfluss auf den Stoffumsatz haben. Der Gaswechsel ist beim Manne grösser als beim Weibe, beim Kinde grösser als beim Erwachsenen, und bei letzterem im kräftigsten Lebensalter am grössten. Kräftige Konstitution bedingt ferner grösseren Stoffumsatz. Während des Tages zeigt sich ein erhöhender

Einfluss der Verdauungsperioden, und ein (schon erwähnter) vermindernder der Nacht- und Schlafzeit. Die Vermehrung der Stickstoffausgabe tritt schon in den ersten beiden Stunden nach der Mahlzeit ein (Feder), das Maximum stellt sich aber erst später ein (Oppenheim). Schwangerschaft erhöht den Gaswechsel.

Sehr erheblich vermindert, ja sogar unter den des Kaltblüters, ist, wie die Tabelle zeigt, der Stoffumsatz im Winterschlaf (vgl. auch Kap. VI.).

Ueber Einflüsse der Nahrung auf den Gaswechsel ist nichts ganz Sicheres bekannt, ausser dass ihre Menge ihn im Allgemeinen steigert. Kohlehydrate sollen den respiratorischen Quotienten erhöhen (Hanriot).

7. Zur Theorie des Stoffumsatzes.

Da im Blute selbst bisher keine Umsatzprozesse mit irgend welcher Sicherheit beobachtet sind, so müssen die Gewebe als Sitz dieser Processe betrachtet werden. Die Ursachen des Stoffumsatzes hängen ohne Zweifel innig mit den noch unverständlichen Lebenseigenschaften der Zellen zusammen, und sind noch gänzlich unbekannt. Insbesondere sind die Theorien, welche die Ursache des Umsatzes in dem oxydirenden Angriffsvermögen des Sauerstoffs, resp. seiner Modifikation als Ozon, sahen, als widerlegt zu betrachten; denn erstens ist der Umsatz von der Energie der Athmung unabhängig (p. 231), zweitens deuten viele Verhältnisse darauf hin, dass die Kohlensäurebildung ein von der Sauerstoffaufnahme völlig getrennter Akt ist. Zuerst ergab sich bei den Muskeln, dass ihre bei Kontraktion und Erstarrung auftretende Kohlensäurebildung völlig unabhängig von der Gegenwart von Sauerstoff, also als Resultat eines Spaltungsprozesses zu betrachten ist; die Sauerstoffaufnahme konnte also nur mit der Synthese der spaltbaren Substanzen in Zusammenhang stehen. Diese, alsbald auch auf Nerven und Drüsen ausgedehnte Ansicht vom Lebensprozess (Hermann) ist später verallgemeinert und weiter ausgebildet worden (Pflüger), namentlich auf Grund der Beobachtung, dass nicht blos die muskulären Prozesse, sondern der ganze Lebensvorgang kaltblütiger Thiere bei völliger Abwesenheit von Sauerstoff sich vollziehen kann. Speziellere Hypothesen über den Modus der Spaltung und Regeneration können hier nicht wiedergegeben werden; nur das sei erwähnt, dass vermuthlich gewisse Spaltungsprodukte für die Regeneration wieder verwendet werden (Hermann, Pflüger), wodurch zugleich erklärlich wird, warum Mangel an dem für die Regeneration nöthigen

Sauerstoff (s. oben) solche Produkte zu weiterem Zerfall verurtheilen und so den Stoffverbrauch steigern kann (vgl. oben p. 232).

Da die Umsatzprozesse mit den Funktionen der organisirten Elemente innig zusammenhängen, letztere aber vielfach durch das Nervensystem beeinflusst werden, so ist auch eine sehr allgemeine Abhängigkeit des Stoffumsatzes von den Nerven denkbar. Speziell ist eine solche an den Muskeln und Drüsen erwiesen, aber auch an anderen Geweben nicht unwahrscheinlich, so dass z. B. die nervöse Regulation, welche oben sub 4 erwähnt ist, keineswegs auf die Muskeln beschränkt zu sein braucht. Ueber Wirkungen gewisser Hirnverletzungen s. Kap. XI.

Am schwierigsten ist es zu erklären, warum der Umsatz, besonders derjenige der Eiweissstoffe, ausser von den Funktionen, auch von der Zufuhr in so hohem Grade abhängt. Man nahm früher an, dass das über den unmittelbaren Bedarf zugeführte Eiweiss sofort, ohne Gewebsbestandtheil geworden zu sein, im Blute verbrannt werde, und bezeichnete dies als Luxuskonsumption (C. G. Lehmann, Frerichs, Bidder & Schmidt); jedoch spricht hiergegen, dass im Blute kaum Verbrennungen nachweisbar sind, auch entblutete Frösche nicht merklich geringeren Gaswechsel haben als normale (Pflüger & Oertmann), ferner dass es keinen festen Bedarf giebt, sondern Zustand und Bedarf des Organismus in schon angegebener Weise von der Zufuhr abhängig sind. Die Meisten schreiben die Fähigkeit der Eiweisszersetzung ausschliesslich den Geweben, d. h. den Zellen zu (Pflüger), welche also durch die Zufuhr anscheinend zu stärkerer Thätigkeit angeregt werden.

Im Sinne der Luxuskonsumption wird von Einigen die weitgehende Spaltung eines Theils des Eiweisses im Darm zu Leucin, Tyrosin etc. gedeutet. Die Steigerung des Gaswechsels durch Einfuhr von Nährstoffen (p. 228) tritt nicht ein, wenn dieselben direkt in die Gefässe injicirt werden (Zuntz mit v. Mering, Wolfers und Pothast), woraus man geschlossen hat, dass jene Steigerung nur von der Darmthätigkeit herrühre. Jedoch bleibt sie umgekehrt unter gewissen Umständen aus, auch wenn die Nahrung auf natürlichem Wege zugeführt wird; die Darmthätigkeit an sich macht also keine Umsatzsteigerung (Rubner).

Die nächstliegende Erklärung für das Gesetz, dass der Organismus sich (zunächst für den Stickstoff) mit jedem Kostmaass ins Gleichgewicht setzen kann, wäre die, dass die Ausgaben stets dem Bestande proportional bleiben. Hieraus liesse sich eine sehr exakte mathematische Theorie entwickeln, welche zu jener Folgerung führt. (Die Kurven der Fig. 28 würden dann Exponentialkurven.) Allein diese Annahme scheitert an der Thatsache, dass der erste Fleischtag nach einer

Hungerperiode die Harnstoffausscheidung sofort enorm (z. B. auf das 6fache) steigert, während doch der Bestand an Fleisch unmöglich schon in diesem Verhältniss gestiegen sein kann; und ähnliches zeigt sich auch nach anderen plötzlichen Kost-steigerungen (Voit). Solche Erscheinungen werden kaum anders als durch eine Art von Luxuskonsumption erklärt werden können, mag man dieselbe in den Darm, in das Blut oder in die Zellen verlegen.

Die Fettbildung.

Eine besondere Schwierigkeit für die Theorie des Stoffumsatzes bildet die bei reichlicher Nahrung auftretende Fettbildung (Mästung), deren nähere Bedingungen oben angegeben sind. Das Fett bildet hiernach einen in den Perioden des Nahrungsüberflusses abgelagerten Vorrath spannkraftreicher Substanz, von welchem in Zeiten der Noth in erster Linie gezehrt wird.

Eine ziemlich unbestrittene Fettquelle ist das in der Nahrung enthaltene Fett, welches unter günstigen Umständen (p. 230) Fettansatz herbeiführt. Dass es wirklich direkt selber zum Ansatz gelangen kann, wird dadurch bewiesen, dass ungewöhnliche Nahrungsfette, z. B. Rüböl, Leinöl, sich im Körperfett nachweisen lassen (Radziejewski, Lebedeff). Auch Fettsäuren und Seifen können als Fett assimilirt werden (p. 218f.).

Nächstdem wird eine Fettbildung aus Eiweiss ziemlich allgemein angenommen. Die chemische Möglichkeit einer solchen ist nicht vollkommen verständlich, da von Fettsäuren nur Kapronsäure (Leucin) als Bestandtheil des Eiweissmoleküls bekannt ist; das Glycerin könnte aus anderen Quellen stammen, so gut wie bei der Fettbildung aus Seifen. Für die Fettbildung aus Eiweisskörpern wird angeführt: a) die Entstehung des Leichenwachses (Fettwachs, Adipocire) bei der Verwesung von Leichen in wasserhaltigem Terrain, also bei mangelhaftem Sauerstoffzutritt (auch künstlich unter ähnlichen Bedingungen erreichbar, z. B. durch monatelanges Bespülen von Fleisch mit Wasser bei Luftabschluss, Kratter, K. Lehmann, E. Voit); die eiweissreichen Gewebe (Muskeln, Haut) verwandeln sich in eine schmelzbare, fettartige Substanz; b) das Auftreten von Stearin im Körper, wenn neben Eiweiss eine stearinfreie Fettart (Palmöl) im Futter gereicht wird (Subbotin); c) Fettansatz unter Umständen, wo weder der Fett- noch der Kohlehydratgehalt der Nahrung zu seiner Erklärung gross genug ist (Voit u. A.).

Andere für Fettbildung aus Eiweisskörpern u. dgl. angeführte Erscheinungen, z. B. die vermeintliche Fettbildung in Milch und Käse (p. 179), sind widerlegt, an-

dere, wie die fettige Degeneration stickstoffreicher Organe, haben keine volle Beweiskraft, weil das Fett aus anderen Organen transportirt sein könnte (was neuerdings sogar nachgewiesen ist, Rosenfeld). Dasselbe gilt von der angeblichen Verfettung fettloser Krystalllinsen und anderer stickstoffhaltigen Körper, welche in die Bauchhöhle lebender Thiere eingebracht sind. Kontrollversuche mit ganz indifferenten porösen Körpern, Holz, Hollundermark etc., zeigten, dass auch diese sich mit Fett imprägnirten; wahrscheinlich durch Einwanderung von Lymphkörperchen.

Als eine andere Quelle der Fettbildung werden meist die Kohlehydrate angesehen, obwohl die Umwandlung von Kohlehydraten in Fette ein Reduktionsprozess wäre. Für diese Umwandlung spricht Folgendes: a) die Bienen liefern bei reiner Zuckerfütterung einen fettartigen Körper, das Wachs; b) eine an Kohlehydraten reiche Nahrung macht den Körper fett (Mästung, s. oben); besonders zeigt sich hierbei unmittelbar eine starke Fettanhäufung in der Leber (Tscherinoff). Diese Thatsachen hat man auch so zu erklären gesucht, dass die Oxydation der leicht verbrennlichen Kohlehydrate die Verbrennung von aus Eiweisskörpern erhaltenem Fett beeinträchtigt, und letzteres dadurch sich ansammeln kann (bestritten von Pflüger). Dass endlich in Früchten (Oliven) sich Fette aus Kohlehydraten (Mannit) bilden, beweist nichts für einen ähnlichen Vorgang im Thiere.

Viele halten die Fettbildung aus Eiweiss für die einzige neben der aus genossenem Fett; denn in allen bekannten Fällen, selbst bei der enormen Fettbildung milchender Kühe, reicht das Fett und Eiweiss der Nahrung aus, die ganze Menge des Fettes zu liefern. Dagegen lässt sich die Wachsbildung der Bienen bei blossem Zuckergenuss kaum ebenfalls durch vorräthiges Eiweiss erklären, da der Eiweissgehalt der Thiere dabei nicht merklich abnimmt (Erlenmeyer & v. Planta). Die Mästung mit Kohlehydraten gelingt nur bei gleichzeitiger Eiweissfütterung (Voit, Weiske & Wildt, bestritten von Pflüger). Fleisch kann etwa 11 pCt. seines Gewichts Körperfette liefern (Pettenkofer & Voit). Das aus Eiweisskörpern (wahrscheinlich in den Geweben) abgespaltene Fett zeigt keine anderen Ablagerungsstätten als das direkt genossene; am stärksten geht es in das subkutane Gewebe über (Forster).

Die Fettbildung aus Eiweiss würde besagen, dass dasselbe nicht vollständig verbrannt würde, sondern unter Umständen einen werthvollen Rest im Körper zurückliesse.

Das Fettgewebe, besonders das mesenteriale, ist nicht als einfaches Bindegewebe zu betrachten, dessen Zellen mit Fett erfüllt sind (Virchow), sondern als drüsenartiges Organ mit besonderen Gefässen, welches beim Menschen schon frühzeitig vom Bindegewebe umwachsen wird (Toldt, Rollett).

Ueber die Vertheilung des Fettes auf die Organe bei fetten und mageren Thieren giebt folgender Auszug aus einer Tabelle von Pfeiffer Aufschluss (in Procenten der trocknen Organe):

Trockne Organe:	Hund		Kaninchen		Henne	
	fett	mager	fett	mager	fett	mager
Herz	29,69	21,89	27,31	25,69	14,91	12,22
Leber	18,48	8,26	11,88	32,81	31,33	10,82
Muskel	34,83	9,24	15,83	13,21	16,67	14,39
Knochen	14,86	15,31	16,88	16,00	21,39	6,49
Intermuskuläres Bindegewebe . .	88,44	76,92	86,15	82,65	82,07	—
Bauchhöhleninhalt	72,50	69,51	88,61	68,19	96,32	35,88
Haut	40,72	14,42	6,74	2,79	83,91	42,49
Unterhautbindegewebe	92,13	85,45	89,07	79,69		
Rest (ohne Hirn und Rückenmark)	25,40	13,63	22,84	31,59	27,71	17,84

8. Der Stoffersatz durch die Nahrung.

a. Die Ernährungstriebe.

Der Ersatz der durch den Stoffverbrauch bedingten Verluste geschieht durch die Aufnahme der Nahrung und des Sauerstoffs; die letztere, kontinuirlich erfolgende, ist schon besprochen, die erstere geschieht in willkürlichen Intervallen, die jedoch meist so klein sind, dass Verdauung und Aufsaugung, wenigstens bei Tage, kaum unterbrochen werden; angeregt wird die Aufnahme durch Hunger und Durst.

Der Durst, ein Gefühl von Trockenheit und Brennen im Schlunde, wird hervorgerufen durch Wassermangel der Gaumen- und Rachenschleimhaut. Dieser Wassermangel ist gewöhnlich eine Theilerscheinung allgemeinen Wassermangels im Organismus, kann aber auch örtlich durch Austrocknung (Durchstreichen trockener Luft) oder sonstige Wasserentziehung (Genuss hygroskopischer Salze) entstehen. Gestillt wird das Gefühl gewöhnlich durch örtliche Befeuchtung der genannten Theile, welche meist durch Trinken geschieht, so dass zugleich der Gesammtorganismus Wasser erhält; — aber auch anderweite Wasserzufuhr (z. B. durch Einspritzen von Wasser in die Venen) löscht den Durst, entsprechend seiner Entstehung durch allgemeinen Wassermangel.

Der Hunger dagegen, eine drückende, nagende Empfindung, deren Sitz nicht genau angegeben werden kann, ist, wie es scheint, eine Empfindung von Leere im Verdauungsapparat; wenigstens wird er durch Anfüllung selbst mit unverdaulichen Dingen gestillt. Später tritt freilich in diesem Falle eine vom gewöhnlichen Hunger verschiedene, ganz räthselhafte Empfindung von allgemeinem Nahrungsbedürfniss ein. Die bisherigen Erklärungsversuche für die Entstehung einer Empfindung durch Leere sind ungenügend, und können um so mehr

übergangen werden, als sie die Empfindung in den Magen verlegen, während viele, z. B. der Verf., den Hunger eher im Rachen empfinden.

Die Nerven, welche das Durstgefühl vermitteln, sind wahrscheinlich die des Gaumens und Rachens (Trigeminus, Vagus, Glossopharyngeus) oder einzelne derselben, die für den Hunger sind noch unbekannt. Durchschneidung der Vagi, der Splanchnici hebt die Fresslust nicht auf, wohl aber Magenexstirpation (Carvallo & Pachon).

b. Begriff und Quelle der Nahrungsstoffe und Nahrungsmittel.

Die Elemente der Nahrung müssen im Allgemeinen dieselben sein wie die Körperelemente, wenn sie den Verlust der letzteren ersetzen sollen. Indessen genügt die Zufuhr dieser Elemente im isolirten Zustande nicht zur Ernährung, weil sie theils zur Aufnahme in das Blut untauglich sind, theils, wenn sie aufgenommen sind, doch ihre Synthese zu den chemischen Verbindungen, welche sie ersetzen sollen, im Organismus nicht ausführbar ist. Es können daher als Nahrungsstoffe im Allgemeinen nur chemische Verbindungen benutzt werden, und zwar nur solche, welche die folgenden Bedingungen erfüllen: 1. die Verbindung muss zur Aufnahme in das Blut oder den Chylus direkt oder nach der Verdauung geeignet sein; 2. sie muss einen Bestandtheil des Organismus direkt ersetzen oder in einen solchen sich verwandeln, oder als Ingrediens zum Aufbau desselben verwandt werden können; 3. weder sie selbst, noch eines ihrer etwaigen Umwandlungsprodukte darf schädliche (giftige) Eigenschaften besitzen.

Kaum ein einziger Nahrungsstoff wird für sich allein, fast alle werden in gewissen natürlichen Gemengen, den Nahrungsmitteln, genossen; es sind meist pflanzliche oder thierische Gewebe oder Theile von solchen. Auch diese werden meist noch künstlich mit einander vermischt und, theils zur leichteren Verdauung, theils zur Erhöhung des Wohlgeschmacks, auf mannigfache Weise zubereitet, gelockert, extrahirt, chemisch verarbeitet u. dgl.

Bei der Mischung von Nahrungsmitteln zu Speisen ist die Zufügung eines sog. Gewürzes wesentlich, d. h. eines Stoffes, welcher durch gewisse reizende Eigenschaften zur reflektorischen Anregung der Absonderung von Verdauungssäften besonders geeignet ist; das gewöhnlichste Gewürz ist das Kochsalz.

Die unorganischen Nahrungsstoffe sind wesentlich Wasser und Salze. Die organischen Nahrungsstoffe stammen, wie alle organischen Stoffe, unmittelbar oder mittelbar aus der Pflanze, denn auch die organischen Thierbestandtheile sind auf pflanzliche zurückzuführen, weil auch das fleischfressende Thier sich direkt oder jedenfalls in letzter Instanz von Pflanzenfressern nährt.

Während die Pflanzenstoffe nur zum geringsten Theile wirkliche Nahrungsstoffe sind, weil die wenigsten die oben angegebenen Bedingungen erfüllen, müssen die von ihnen herstammenden Thierbestandtheile zum grössten Theile wieder als Nahrungsstoffe dienen können; indessen sind diese wieder um so werthlosere Nahrungsstoffe, je höhere Oxydationsstufen sie sind; so sind z. B. Harnstoff, Kreatin, Xanthin keine Nahrungsstoffe, da der Organismus sie nicht weiter oxydiren kann, sondern fast unverändert ausscheidet. Hiernach ist der p. 230 erwähnte Zusammenhang zwischen Nährwerth und Verbrennungswärme begreiflich.

Für die theoretische Entscheidung, ob eine Substanz ein Nahrungsstoff sei, sind unsere jetzigen Kenntnisse des Stoffumsatzes und der synthetischen Fähigkeiten des Organismus (vgl. p. 217) nicht ausreichend. Man ist also durchaus auf die Erfahrung angewiesen, d. h. einerseits auf die Analyse der gebräuchlichsten Nahrungsmittel unter Berücksichtigung ihrer Ausnutzung, d. h. des nicht im Koth wiedererscheinenden Antheils, andererseits auf die oben angeführten Wirkungen der Stoffe auf den Stoffverlust des Körpers.

So ergeben sich als wichtigste Nahrungsstoffe: 1. Wasser; 2. Mineralstoffe, von welchen besonders Natrium, Kalium, Calcium, Eisen, Phosphorsäure und Chlor vertreten sein muss; 3. Eiweissstoffe; 4. Fette; 5. Kohlehydrate. Die beiden letzteren können (vgl. p. 230) bei sehr starker Eiweisszufuhr entbehrt werden, und sich gegenseitig vertreten, sind aber eben wegen der Eiweissersparniss nützlich; eine ähnliche Bedeutung hat auch Leim und Kollagen; alle diese Stoffe können jedoch das Eiweiss nicht entbehrlich machen.

c. Funktionelle Eintheilung der Nahrungsstoffe.

Von grosser Wichtigkeit wäre es zu wissen, ob bestimmte Zwecke und Leistungen des Organismus bestimmte Nahrungsstoffe erfordern. Von diesem Gesichtspunkt aus sind verschiedene Eintheilungen der letzteren versucht worden. Als plastische Nahrungsstoffe wurden die für den Gewebsaufbau und -Ersatz unentbehrlichen Eiweissstoffe, als respiratorische die nur zur Verbrennung bestimmten N-freien Fette und Kohlehydrate bezeichnet (Liebig). Obwohl auch die Fette am Gewebsaufbau Theil nehmen, und andrerseits auch die Eiweissstoffe der Verbrennung direkt anheimfallen und Fette sowie Kohlehydrate (Glykogen?) als Spaltungsprodukt liefern, ist doch insofern etwas Richtiges an dieser Eintheilung, als die Eiweissstoffe eine stabilere und vorzugsweise zum Gewebsbestandtheil bestimmte Körper-

substanz darstellen, so dass besonders beim Wachsthum das Eiweiss eine relativ grössere Bedeutung gewinnt. Die Frage, ob die Muskelarbeit eine besondere „dynamogene" Nahrung, nämlich Eiweiss, erfordert, während die übrigen („respiratorischen") Nährstoffe nur „thermogen" sind, kann erst bei der Muskelphysiologie behandelt werden.

d. Quantitativer Nahrungsbedarf.

Ueber die nothwendige tägliche Menge der einzelnen Nahrungsstoffe für den Menschen lassen sich keine allgemeingültigen Zahlen, etwa pro Kilo Körpersubstanz aufstellen, weil erstens der Organismus sich innerhalb gewisser Grenzen mit den verschiedensten Kostmaassen ins Gleichgewicht setzen kann, zweitens die zur Erhaltung eines gewissen Gleichgewichtszustandes erforderliche Nahrungsmenge von der Mischung der Nährstoffe abhängt, drittens der Nahrungsbedarf sehr wesentlich durch Konstitution, Leistungsgrösse, Temperatur, Klima u. s. w. bedingt wird, auch bei noch wachsenden Individuen der Bedarf ein andrer ist als bei ausgewachsenen.

Man kann also höchstens aus einer grossen Anzahl von Beobachtungen annähernd normal ernährter Individuen ein mittleres Kostmaass entnehmen, welches keineswegs eine normative Bedeutung hat. So ergiebt sich z. B. für 24 Stunden in g (im Wesentlichen nach Voit zusammengestellt):

Individuum	Eiweiss	Fett	Kohlehydrate	N	C	Autor
28j. Arbeiter (70 Kilo) .	137	72	352	19,5	283	Pettenkofer & Voit.
Derselbe bei Arbeit . .	137	173	352	19,5	356	"
36j. Dienstmann. . . .	133	95	422	21	331	Forster.
40j. Schreiner	131	68	494	20	342	"
Junger Arzt	127	89	362	20	297	"
" "	134	102	292	21	280	"
Kräftiger alter Mann . .	116	68	345	—	—	"
Erwachsener, Normalration	130	—	—	20	310	Payen.
" "	119	51	530	18	337	Playfair.
Mann bei mittlerer Arbeit	130	40	550	20	325	Moleschott.
" " " "	120	35	540	19	331	Wolff.
Soldat, leichter Dienst .	117	35	447	18	288	Hildesheim.
" im Felde . . .	147	44	504	23	336	"
Niederländische Soldaten .	100	—	—	16	51	Mulder.
Mecklenburgische " .	113	54	552	18	349	Studemund.

Als Mittelwerthe werden angegeben:

	Forster	Voit
Wasser . . .	2945,9	—
Eiweiss . . .	131,2	118
Fette	88,4	—
Kohlehydrate .	392,3	—
Stickstoff. . .	20.3	18,3
Kohlenstoff . .	312.2	328

Die letzteren 18,3 g N und 328 g C könnten repräsentirt sein (Voit) durch:

18,3 g N =		328 g C =	
Käse	272 g	Speck	450 g
Erbsen	520 „	Mais	801 „
Mageres Fleisch	538 „	Weizenmehl	824 „
Weizenmehl	796 „	Reis	896 „
Eier (18 Stück)	905 „	Erbsen	919 „
Mais	989 „	Käse	1160 „
Schwarzbrod	1430 „	Schwarzbrod	1346 „
Reis	1868 „	Eier (43 Stück)	2231 „
Milch	2905 „	Mageres Fleisch	2620 „
Kartoffeln	4575 „	Kartoffeln	3124 „
Speck	4796 „	Milch	4652 „
Weisskohl	7625 „	Weisskohl	9318 „
Weisse Rüben	8714 „	Weisse Rüben	10650 „
Bier	17000 „	Bier	13160 „

1300—1400 g Schwarzbrod wären also etwa eine Normalration.

Der mittlere Brodkonsum für Deutschland (Kinder mitgerechnet) beträgt pro Individuum und Tag 509 g, d. i. 27,5 pCt. der Gesammtnahrung, und die darin enthaltenen Kohlehydrate 65 pCt. der Gesammtkohlehydratzufuhr (Engel).

Der Wasserbedarf ist in besonders hohem Grade von der perspiratorischen Wasserausscheidung, sowie von etwaigen harnvermehrenden Umständen (p. 168) abhängig. In ersterer Hinsicht ist besonders anzuführen, dass Wärme, Trockenheit und Bewegung der Luft, reichlicher Blutzufluss zur Haut (todte Haut verdunstet nur $1/_6$ bis $1/_5$ soviel als lebende, Erismann), und endlich Schweisssekretion die Wasserverdunstung steigern, in letzterer, dass Salzgenuss, Diabetes, Affekte die Harnabsonderung vermehren. Bei Polyurie ist unstillbarer Durst vorhanden. Auch intestinale Wasserverluste (Diarrhoen) steigern den Wasserbedarf.

Als täglicher Eisenbedarf für den erwachsenen Menschen werden 0,14—0,16 Milligr. pro Kilo Körpergewicht angegeben (v. Hösslin).

Bei Kindern ist der absolute Nahrungsbedarf natürlich entsprechend geringer, und für gleiche Altersstufe ungefähr dem Körpergewicht proportional (Sophie Hasse). Aus den Mittelzahlen der vorliegenden Bestimmungen (Camerer, Uffelmann, Hasse) ergiebt sich als Konsum pro Kilo Körpergewicht.

Kinder von	Eiweiss	Fett	Kohlehydrate
$1^1/_2$— $2^1/_4$ Jahren	4,3	3,5	8,9
$2^1/_2$— $4^1/_4$ „	3,5	3,0	8,4
$4^3/_4$— $5^3/_4$ „	3,7	3,0	10,6
$8^1/_2$— $9^1/_3$ „	2,7	2,5	8,1
$10^1/_2$—$11^1/_4$ „	2,6	2,2	8,7
(Erwachsene ca.	1,8	1,2	5,2)

Es bestätigt sich also der schon p. 117 gezeigte Einfluss der Körpergrösse und des Lebenalters.

Die Gesammtmenge der Nahrung ist bei vegetabilischer Kost, durch deren grossen Gehalt an unverdaulichem Ballast, beträchtlich grösser als bei animalischer.

In Folge dessen nimmt der Koth der Pflanzenfresser fast die Hälfte der Gesammtausgabe ein (Pferd 40—50 pCt., Valentin, Boussingault; Kuh 34,4 pCt., Boussingault), der der Fleischfresser ist dagegen sehr unbedeutend (Katze 1 pCt., Bidder & Schmidt); der der Omnivoren steht in der Mitte (Mensch 4—8 pCt., Valentin, Barral, Hildesheim; Schwein 19,9 pCt., Boussingault).

e. Die wichtigsten Nahrungs- und Genussmittel.

1. *Trinkwasser,* enthält ausser Wasser stets gelöste Salze, besonders Calciumcarbonat und Calciumsulphat, ferner Gase, besonders Luft und Kohlensäure, durch welche das Calciumcarbonat gelöst ist. Die „Härte" des Wassers ist durch den Gehalt an Kalksalzen bedingt.

2. *Fleisch* (Muskeln), enthält ausser Wasser und Salzen (bes. Kalisalze) von wesentlicheren Nahrungsstoffen mehrere theils lösliche, grösstentheils aber unlösliche Eiweisskörper, leimgebendes Gewebe, wenig Lecithin, Fette, ausserdem einige „Extraktivstoffe", welche theils wohlschmeckend sind (Osmazom), theils schwach aufregende Wirkungen zu haben scheinen (Kreatin etc.) — Es wird genossen: 1) roh; 2) mit Wasser gekocht; das Extrakt, die Fleischbrühe, enthält hauptsächlich Leim, die Extraktivstoffe, die Salze (welche durch ihren Kaligehalt der koncentrirten Brühe eine erhebliche Wirkung auf das Herz verleihen, Kemmerich), und etwas oben schwimmendes Fett; die Eiweisskörper sind im heissen Wasser unlöslich und bleiben vollständig im Fleisch, wenn dieses sofort mit heissem Wasser behandelt wird; wenn nicht, so geht das Albumin in das Wasser über, gerinnt aber beim Erhitzen (Klärungsgerinnsel) und wird als „Schaum" entfernt; — das rückständige Fleisch enthält noch die meisten nahrhaften Bestandtheile (fast das ganze Eiweiss und Kollagen, im erstgenannten Falle auch das Albumin), aber nur wenig Extraktivstoffe und Salze; 3) gebraten, d. h. ohne oder mit möglichst wenig Flüssigkeit (Wasser oder Fett) stark erhitzt; so zubereitet behält das Fleisch seine sämmtlichen Bestandtheile, und es entstehen, besonders an der Oberfläche, einige braune, empyreumatische, angenehm riechende und schmeckende Stoffe.

3. *Milch* (vgl. p. 177), enthält Eiweisskörper (Albumin, Kasein), Fette (Butter), wahrscheinlich Lecithin, ferner Kohlehydrate (Milchzucker), Wasser und sehr viel Salze. Sie wird frisch oder sauer genossen; ferner die für sich dargestellte Butter; endlich der Käse, d. h. das durch spontane Säuerung der Milch oder durch Magensaft (Labmagen von Kälbern) ausgefällte Kasein, welches den grössten Theil der Fette in sich einschliesst; beim Aufbewahren verändert sich der Käse in einer der Verdauung analogen Weise, indem er (durch Peptonisirung und weitere Spaltung des Kaseins) weich und durchscheinend wird („Reifen" des Käses, wobei Leucin und Tyrosin entstehen). Ueber Molken s. p. 179.

4. *Eier.* Das Weisse enthält eine koncentrirte Albuminlösung; der Dotter Eiweisskörper, viel Lecithin, Cholesterin und Fette, ferner Zucker. Beim Erhitzen koagulirt das Weisse kompakt, das Gelbe krümelig.

5. *Getreidekörner* (Weizen, Roggen, Mais, Gerste, Reis, Hafer u. s. w.), enthalten Eiweisskörper (Albumin, Kleber, Pflanzenfibrin, in Wasser unlöslich), ein Albuminoid (Pflanzenleim), Lecithin, Spuren von Fett, in grosser Menge Stärke, daneben, besonders im Keimungszustand, ein zuckerbildendes Ferment (Diastase). Das zermahlene und von der Rinde (Kleie) befreite Getreide, das Mehl, wird hauptsächlich zur Bereitung des Brodes verwandt. Beim Anrühren des Mehls mit Wasser entsteht eine durch den Kleber zähe Masse, der Teig, welchen man auf irgend eine Weise lockert und zwar meist durch Kohlensäureentwicklung, indem man im Teige erst einen Theil der Stärke durch die Diastase in Dextrin und Zucker übergehen lässt und letzteren danach durch Zusatz von Hefe oder Sauerteig (hefehaltige Teigreste) in alkoholische Gährung überführt; der gelockerte Teig wird dann (auf etwa 200°) erhitzt, wobei zugleich der Alkohol entweicht; auch Backpulver, welche Kohlensäure entwickeln (Brausepulver) oder sich ganz verflüchtigen (Ammoniumkarbonat), werden verwendet; oder man treibt künstlich Kohlensäure in den Teig ein. — Ein anderes Getreideprodukt ist das Bier, ein wässeriges Dekokt gekeimten und erhitzten, daher sehr dextrin- und zuckerreichen Getreides (Malz); das Dekokt wird durch Hefe in alkoholische Gährung übergeführt; das Bier enthält hauptsächlich Dextrin, Alkohol, zugesetzte Bitterstoffe (Hopfen) und absorbirte Kohlensäure; es ist das alkoholärmste der berauschenden Getränke (2—8 pCt.). Durch Destillation des Bieres und ähnlicher gegohrener Getreide- oder Kartoffel-Dekokte (Schlempen) erhält man alkoholreichere Getränke (Branntwein, s. unter 8).

6. *Leguminosenfrüchte* (Erbsen, Bohnen, Linsen u. s. w), enthalten viel Eiweissstoffe (Legumin), ausserdem Lecithin und Stärke. Sie werden meist gekocht genossen, wobei die Stärke zu Kleister aufquillt; zur Brodbereitung eignen sie sich nicht, weil sie wegen des Mangels an Kleber keinen zähen Teig geben.

7. *Kartoffeln*, enthalten neben sehr wenig Eiweiss hauptsächlich Stärke.

8. *Zuckerhaltige Früchte (Obst)*, enthalten Zuckerarten, Dextrin, Pflanzengallerte, sehr wenig Eiweiss, ferner organische Säuren (Weinsäure, Aepfelsäure, Citronensäure u. s. w.). Viele, besonders die Weintrauben, liefern durch Gährung des ausgepressten Saftes alkoholische Getränke, Weine (5—17 pCt. Alkohol). Durch Destillation gegohrener Fruchtsäfte und anderer Zuckerlösungen, z. B. Melasse, Schlempen (s. oben), erhält man Branntweine, welche bis zu 77 pCt. Alkohol (Rum), und ausserdem ätherische Oele, Aetherarten, Bittermandelöl und Blausäure (Kirschwasser) und andere flüchtige Substanzen enthalten. Mit Zucker und anderen Zusätzen versetzte Branntweine heissen Liqueure.

9. *Grüne Pflanzentheile* (Blätter, Stengel u. s. w.) und *Wurzeln* enthalten hauptsächlich Stärke, Dextrin, Zucker, wenig Eiweissstoffe.

Alle pflanzlichen Nahrungsmittel enthalten der Hauptsache nach Cellulose, welche für Menschen und Fleischfresser völlig oder beinahe unverdaulich, für Pflanzenfresser aber möglicherweise ein sehr werthvoller Nahrungsstoff ist (vgl. p. 201, 205).

Als Genussmittel bezeichnet man eine Anzahl Substanzen, welche nicht zum Ersatz von Stoffverlusten dienen, sondern wegen ihres angenehmen Geschmackes (wodurch auch die Verdauung befördert wird, Gewürze, vgl. p. 239) oder wegen aufregender Wirkungen ziemlich allgemein genossen werden; hierher gehören die alkoholischen Getränke, der Kaffee, Thee u. s. w.

Die graphische Uebersicht Fig. 29, welche der viel vollständigeren Tafel von J. König entnommenen ist, giebt eine Vorstellung der quantitativen Zusammensetzung der wichtigsten Nahrungsmittel.

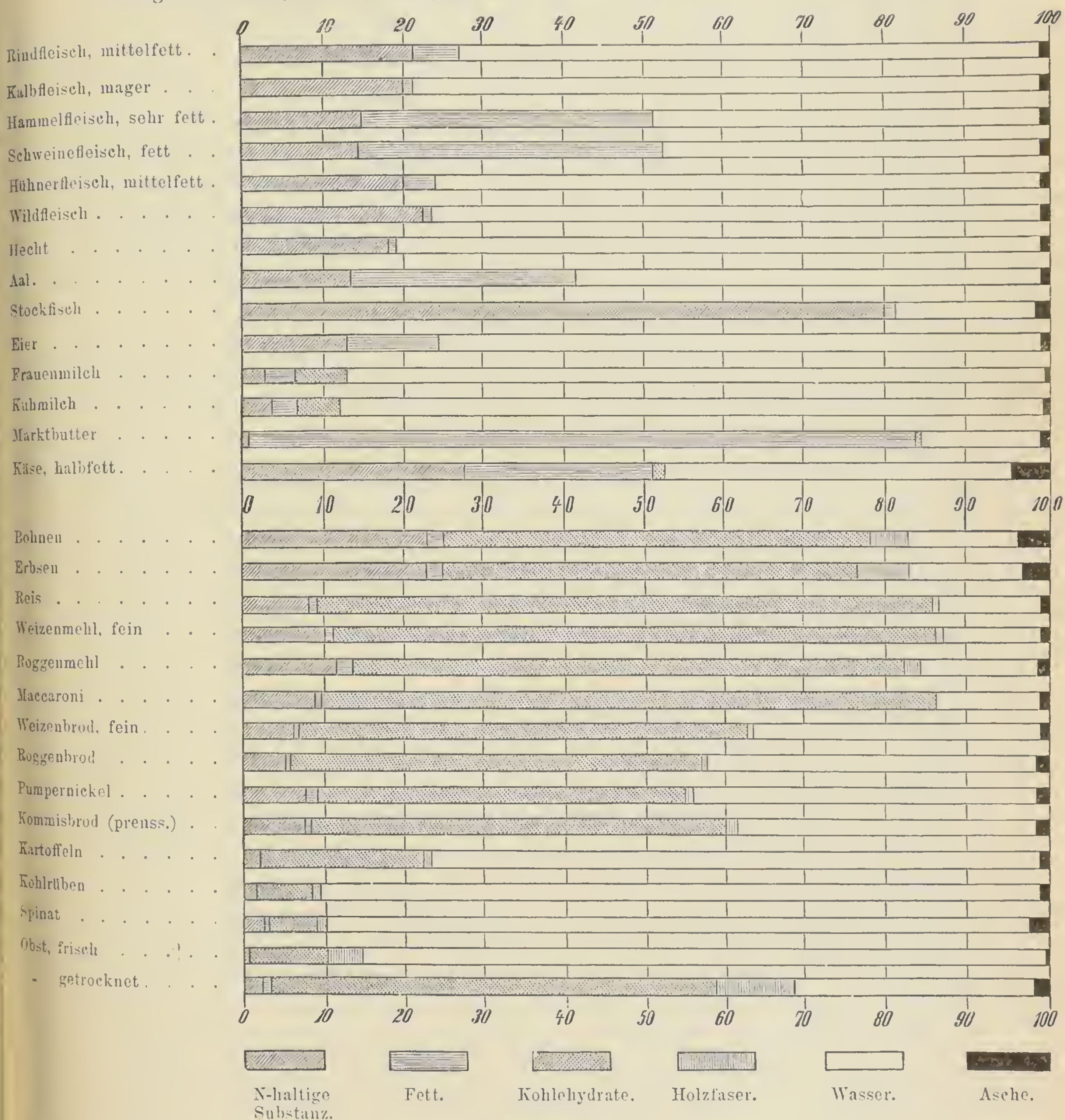


Fig. 29.

Zweiter Abschnitt.

Die Arbeitsleistungen des Organismus.

Sechstes Kapitel.

Die Wärmebildung und die Temperatur des Körpers.

Geschichtliches. Die Alten leiteten die hohe Eigenwärme des Menschen und der höheren Thiere von einer besonderen, nicht weiter erklärten Eigenschaft des in den Adern enthaltenen *πνεῦμα* oder auch des Herzens selbst her, welche sie als eingepflanzte Wärme (*ἔμφυτον θερμόν*) bezeichneten. Erst nach Erfindung des Thermometers durch Galilei (um 1595) wurde der Wärmegrad des Körpers genauer bestimmt, und seine Konstanz und Unabhängigkeit von äusseren Umständen beobachtet. Ueber die Quelle der thierischen Wärme begannen jetzt zahlreiche Spekulationen, welche grösstentheils an die damals bekannt gewordenen chemischen Wärmebildungen (beim Zusammenbringen von Säuren und Basen, bei Gährungsprozessen etc.) anknüpften. Die enge Verknüpfung zwischen Wärme und Blutbewegung, die Abkühlung der Leiche und cirkulationsloser Glieder liess das Blut als den eigentlichen Wärmeträger erscheinen, und die Frage gestaltete sich nun dahin, woher das Blut seine Wärme empfange. Den vielfach behaupteten Ursprung aus dem Herzen widerlegte Haller, indem er zeigte, dass das Herz nicht wärmer ist als die übrigen Eingeweide. Wahrscheinlicher war Boerhave's Ansicht, dass die Reibung des Blutes in den Gefässen die Wärme bilde; Haller jedoch erklärte diese Wärmequelle für nicht hinreichend gross, und auch mit der Geringfügigkeit der Wärmebildung bei Kaltblütern nicht vereinbar. — Erst nachdem Lavoisier die thierische Oxydation erkannt hatte (vgl. p. 106), war das Räthsel der Lösung nahe, und Lavoisier selbst war nur noch in Bezug auf den Ort der Wärmebildung im Unklaren, da er dieselbe mit der ganzen Oxydation in die Lunge verlegte. Höchst bewundernswürdig ist es, dass Lavoisier auch die ersten kalorimetrischen Versuche (1780) anstellte, und die gebildete Wärme mit der nach seiner Theorie aus dem Gaswechsel sich berechnenden verglich. Die in diesen, sowie in Dulong's und Despretz's analogen Untersuchungen (1823) sich ergebenden Abweichungen hätten vielleicht von der Beibehaltung der Theorie abgeschreckt, wenn nicht namentlich Liebig die Ursachen aufgedeckt hätte, so dass diese Untersuchungen für das Prinzip der Erhaltung der Kraft eine wesentliche Stütze lieferten (R. Mayer, 1842). Die letzten Jahrzehnte haben, abgesehen von dem bestimmten

Nachweise des Sitzes der Wärmebildung in den Geweben, sowie der Endeckung der funktionellen Wärmebildung der Muskeln (Helmholtz 1848), besonders die Wärmeregulation näher kennen gelehrt, vor Allem durch die Entdeckung der Gefässnerven (Bernard 1851) und die Studien über den Gaswechsel (Ludwig 1866, Pflüger 1875).

1. Die Temperaturen des Körpers.

a. Warmblüter und Kaltblüter.

Dringt man mit dem Gefässe eines Thermometers möglichst tief in die Körpermasse ein (s. unten), so findet man beim Menschen, den Säugethieren und Vögeln eine hohe, sehr konstante, von derjenigen der Umgebung fast unabhängige Temperatur; man nennt daher diese Organismen warmblütige oder gleichmässig warme (homoiotherme). Bei den übrigen Thieren dagegen ist die Temperatur durchaus von derjenigen der Umgebung abhängig, und zwar nach längerem Aufenthalt in einer bestimmt temperirten Umgebung meist um einige Grade wärmer als letztere, wodurch auch bei diesen Thieren, welche man kaltblütige oder wechselwarme (poikilotherme) nennt, eine selbstständige Wärmebildung nachgewiesen ist.

b. Messung und Vertheilung der Temperatur beim Warmblüter.

Die Temperatur der Körperoberfläche des Warmblüters muss nothwendig stets gleich derjenigen der unmittelbar anliegenden Schicht des umgebenden Mediums sein, welches fast stets, auch im heissesten Sommer, kühler ist als die innere Körpermasse. Die Temperatur nimmt also von der Oberfläche zum Innern des Körpers zu, aber schon in mässiger Tiefe ist die eigentliche Körpertemperatur vorhanden. Zum Eindringen in diesen Bereich eignet sich die Einführung des Thermometers in den Mastdarm, in die Scheide, weniger die Mundhöhle; ein der Oberfläche etwas nahe gelegener und deshalb etwas kühlerer, aber sehr bequemer Messort ist die sorgfältig durch Lagerung des Armes geschlossene Achselhöhle. Bei Thieren kann man durch die Jugularvene in den rechten Vorhof und selbst in die Cava inferior, durch die Karotis in die linke Kammer, geeignete Thermometer einführen.

Von sonstigen Messmitteln ist noch zu erwähnen: die Einführung von kleinen Maximumthermometern, d. h. mit Quecksilber gefüllten Glaskörpern, in Darm oder Blutgefässe; die durchlaufene Maximaltemperatur ist diejenige, welche nachher nöthig ist, um das noch vorhandene Quecksilber wieder bis an die Mündung auszudehnen (Kronecker); — ferner die Einführung eines Maximumthermometers in den Harnstrahl (Oertmann). — Zur Vergleichung zweier Temperaturen ist die thermoelektrische Methode sehr geeignet.

Die Messungen ergeben beim erwachsenen Menschen in der Achselhöhle 36,5—37,5° C. Bei grossen Säugethieren ist die Körpertempe-

ratur ähnlich oder etwas niedriger, bei kleinen höher, bis gegen 40°. Bei Vögeln dagegen liegt sie stets über 40°, und kann bis 45° gehen.

Den Uebergang zu den Kaltblütern bilden die Monotremen (Schnabelthiere u. A.), deren Innentemperatur nur 30° und sehr inkonstant ist (Micluho-Maclay, Semon), ferner die winterschlafenden Säuger.

Von den inneren Organen, deren Temperaturen ziemlich übereinstimmen, wird den Muskeln und Drüsen, besonders der Leber, die höchste Temperatur zugeschrieben, namentlich im Zustande ihrer Thätigkeit. Ueber die Temperatur im Herzen s. unten sub 5a. Im Magen nehmen eingeführte Substanzen schnell die Körpertemperatur an.

Die Haut*) ist stets kühler als das Körperinnere, und ihre Temperatur wie schon erwähnt sehr vom umgebenden Medium und von der Bekleidung (s. unten) abhängig. Ausserdem aber schwankt dieselbe ungemein durch cirkulatorische Verhältnisse; sie steigt durch reichlicheren und sinkt durch spärlicheren Blutzufluss, und kann als Maass für die Geschwindigkeit des kutanen Blutstroms, also namentlich für die Weite der Hautgefässe benutzt werden (p. 101). Die Hitze entzündeter Hautstellen ist niemals über der Blutwärme, rührt also nur von Hyperämie her (Hunter). Die näheren Bedingungen der Temperatur einzelner Hautstellen (Nerveneinfluss, Lage des Gliedes etc.) ergeben sich also aus der Kreislaufslehre.

c. Temperatur der Kaltblüter.

Die Eigentemperatur der Kaltblüter ist meist wenig höher als die der Umgebung, vorausgesetzt dass sie nicht unmittelbar aus einer kälteren Umgebung kommen. Die Differenz ist bei Reptilien, Amphibien und Fischen selten höher als 1—4°, oft kleiner als 1° (nach älteren, jetzt vielfach bestätigten Angaben sogar regelmässig 0). Nur bei Insekten, besonders in Bienenkörben, sind Ueberschüsse bis zu 20° beobachtet, indess ist zu bedenken, dass hier vermuthlich viel Bewegung in Wärme umgesetzt wird; über die Temperatur isolirter Insekten existiren keine genügenden Beobachtungen.

d. Abhängigkeit der Innentemperatur von äusseren und funktionellen Einflüssen.

Die Innentemperatur des Warmblüters ist, wie schon erwähnt, ungemein konstant. Die vorkommenden geringen Schwankungen durch funktionelle Einflüsse kompensiren sich dergestalt, dass die tägliche Mitteltemperatur fast genau die gleiche ist (Jürgensen, H. Jäger). Folgende Einflüsse sind beobachtet:

*) Die Achselhöhlentemperatur darf nicht als Hauttemperatur aufgefasst werden, sondern annähernd als Temperatur der inneren Körpermasse (vgl. p. 247).

1. Die Temperatur der Umgebung. Während der nackte Mensch der Umgebungstemperatur ziemlich schutzlos preisgegeben ist, zeigt der genügend Bekleidete, sowie die durch ihre Behaarung resp. Befiederung bekleideten Thiere, nur einen äusserst geringen Einfluss der Aussentemperatur (Bonnal). Jedoch gilt dies nur innerhalb gewisser Grenzen, welche für die Thierarten verschieden liegen. Der sehr geringe Einfluss des Klima (J. Davy) wird neuerdings bestritten (Boileau, Pinkerton), so dass also die regulirenden Einflüsse (s. unten) beim Menschen, welcher Kleidung und Heizung zur Verfügung hat, für Intervalle von ± 56°, also 112 Graden, sich ausreichend erweisen.

2. Die Nahrung. Die Temperatur genossener heisser oder kalter Substanzen hat einen ähnlichen geringen Einfluss wie die Aussentemperatur. Ausserdem aber existirt ein geringer temperaturerhöhender Einfluss der Ernährung an sich, denn im Hungerzustand ist die Ernährung herabgesetzt, und ferner ein gleicher Einfluss der Verdauung.

3. Muskelbewegung bewirkt eine geringe Erhöhung der Körpertemperatur (J. Davy u. A.).

4. Geistige Anstrengung und Aufregung soll die Temperatur erhöhen (J. Davy).

5. Die Tageszeit hat, auch bei Ausschliessung von Verdauung und Bewegung, einen Einfluss auf die Temperatur. Das Minimum liegt nach Mitternacht und dauert bis 3 Uhr, nach Andern bis 7 Uhr früh; in unregelmässiger Weise pflegt dann die Temperatur bis Nachmittag zu steigen, und zwischen 2 und 4 Uhr das Maximum zu erreichen, welches bis gegen 9 Uhr Abends anhält; dann Sinken bis nach Mitternacht. Die Differenz zwischen Maximum und Minimum beträgt im Mittel 1,2° (H. Jäger).

6. Bei chronisch Kranken, bei schwächlichen Konstitutionen und bei Greisen ist die Temperatur erniedrigt, bei Kindern und Frauen meist etwas höher als bei erwachsenen Männern.

Ueber den Einfluss des Fiebers, der Arzneistoffe und über das Verhalten der Temperatur nach dem Tode s. unten.

2. Die Wärmeproduktion.

a. Messung derselben.

Die Wärmeproduktion des Organismus ist in Kalorien ausdrückbar, und durch Kalorimeter messbar (Lavoisier). Das genaueste Kalorimeter ist das Wasserkalorimeter (Crawford, Dulong, Despretz). Das Thier befindet sich in einem ganz von Wasser umgebenen Blechbehälter; die Luft wird durch Röhren zu- und abgeleitet; die Ablei-

tung geschieht durch ein Schlangenrohr, damit die abströmende Luft ihre Wärme vollständig an das Wasser abgeben kann. Zweckmässig wird der Luftstrom zugleich zur Gaswechselmessung benutzt. Das Wassergefäss muss mit schlechten Wärmeleitern umgeben sein. Die Fehler der mangelhaften thermischen Isolation kompensiren sich, wenn die Anfangstemperatur des Kalorimeterwassers so gewählt wird, dass sie um die Hälfte der zu erwartenden Zunahme unter der Aussentemperatur liegt; in der zweiten Hälfte des Versuches wird dann soviel Wärme verloren, wie in der ersten gewonnen (Favre & Silbermann).

Das Kalorimeter misst zunächst nur die vom Thiere ausgegebene Wärme; diese kann aber, wenn der Versuch lange genug dauert, der produzirten Wärme gleich gesetzt werden. Kurze Kalorimeterversuche sagen über die Wärmebildung Nichts aus.

Statt der eigentlichen Kalorimeter, welche die abgegebene Wärme summiren und daher mit der Zeit immer wärmer werden, benutzt man neuerdings vielfach Vorrichtungen, welche man als Stationär-Kalorimeter bezeichnen könnte. Man umgiebt den Thierbehälter mit einem Luftmantel und lässt dessen eingeschlossene Luft wie beim Luftthermometer auf ein Manometer wirken (d'Arsonval, Richet); beim Richet'schen Apparat besteht der Luftmantel aus einem langen Metallrohr, welches in Gestalt dichter Windungen selber die Wand des Thierbehälters bildet. Ist die Wärmeproduktion des Thieres, und ebenso der Wärmeverlust des Mantels an die Umgebung stationär, so nimmt der Luftmantel eine stationäre Temperatur an, welche bei konstanter Umgebungstemperatur um so höher ist, je grösser die Wärmeproduktion des Thieres. Letztere kann aber hier nicht unmittelbar, sondern nur indirekt durch Graduirung des Apparats mittels einer konstanten Wärmequelle (Flamme) bestimmt werden. Brauchbar werden aber diese Vorrichtungen erst durch Eliminirung des Einflusses der Aussentemperatur, indem man im gleichen Raume einen zweiten leeren Apparat aufstellt, und die Luftmäntel beider auf ein Differentialmanometer wirken lässt (J. Rosenthal). Fig. 30 stellt schematisch einen solchen Apparat dar; A, A' sind die Experimentirräume (A' leer), B, B' die Luftmäntel, M das Manometer (mit Petroleum gefüllt). C, C' ist ein zweiter Luftmantel, zur Verminderung der äusseren Wärmeabgabe. Der Deckel D, D' hat ebenfalls einen Luftraum, der mit B, B' kommunizirt. Luftdichter Schluss von A ist nicht erforderlich; man kann auch den Deckel entfernen, und z. B. einen

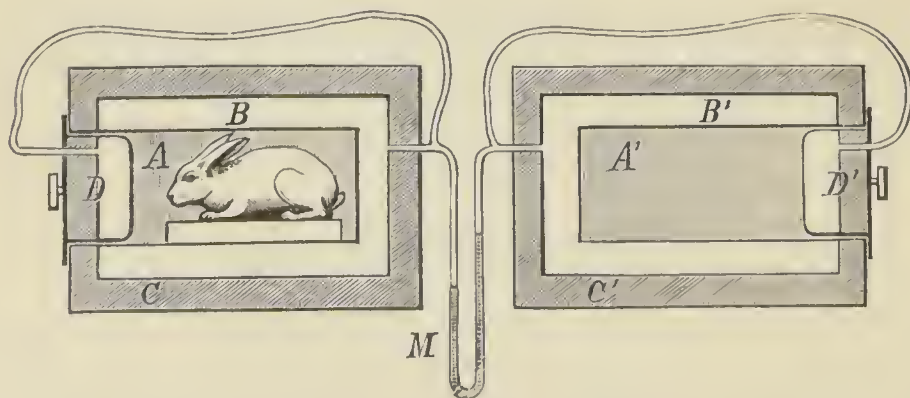


Fig. 30.

Arm in A einführen, indem man die Oeffnung mit schlechten Wärmeleitern verpackt. Statt der Graduirung (s. oben) kann man im Vergleichsraum A' eine regulirbare Wärmequelle (durchströmte Drahtspirale, Wasserstoffflamme) anbringen, und so reguliren, dass das Differentialmanometer auf Null bleibt; die direkt bestimmbare Wärmeproduktion in A' ist dann gleich der in A (Butte & Deharbe, Haldane). — Für einzelne Glieder des Menschen können auch allenfalls kalorimetrische Wasserbäder benutzt werden.

Die Wärmeproduktion der Warmblüter ist dem Körpergewicht nicht proportional, sondern bei kleineren Thieren grösser. Sie betrug z. B. bei kleinen jungen Hunden pro Stunde und Kilo im Mittel 6,440 Kalorien (Dulong), dagegen bei erwachsenen Hunden im Mittel nur 2,5 bis 2,7 Kal. (Senator, J. Rosenthal), bei Kaninchen 5,6 Kal. (Rosenthal). Zum Vergleich sei angeführt, dass für den Menschen durch Rechnung (s. unten) die Zahl von 1,388 Kal. gefunden worden ist (Helmholtz). Die Wärmeproduktion eines Mannes von 75 Kilo wäre hiernach ca. $^1/_6$ Pferdekraft äquivalent.

Bei derselben Thierart ist die Wärmeproduktion annähernd der Oberfläche proportional, welche ja auch für den Wärmeverlust hauptsächlich massgebend ist (C. Bergmann, Immermann u. A.), oder, was etwa dasselbe ist, dem Quadrate der Kubikwurzel aus dem Körpergewicht (vgl. Kap. XI. unter Grosshirn). Dies bestätigt sich durch folgende Tabelle für den Hund (Rubner):

Hund von	Wärmeproduktion in 24 Stunden	
	1 Kilo Körpergewicht	1 Quadratmeter Körperoberfläche
31,2 Kilo . .	38,18 Kal.	1109 Kal.
19,4 „ . .	44,37 „	1153 „
9,61 „ . .	61,19 „	1112 „
6,50 „ . .	68,06 „	1188 „
3,19 „ . .	90,90 „	1252 „

Auf den Quadratmeter Oberfläche ergiebt sich demnach für den Hund eine mittlere tägliche Wärmeproduktion von 1143 Kalorien. Für das Kaninchen ist die entsprechende Zahl 707, für das Huhn 892 (Rubner). Für den Menschen findet Langlois mit anscheinend unzureichendem Verfahren 192 (S p. Stunde); aus den unten angegebenen Helmholtz'schen Werthen würde sich, wenn man pro Kilo Körpergewicht 287 qcm Oberfläche annimmt, ergeben 1160,7. Andere (z. B. E. T. Reichert)

Thierart.	Oberfläche pro Kilo in qcm
Frosch . .	3059
Ratte . .	1650
Huhn . .	1014
Kaninchen .	946
Hund . .	726—344
Mensch . .	287

finden, dass die Wärmeproduktion mehr dem Körpergewicht als der Oberfläche proportional ist. — Das Verhältniss von Oberfläche und Körpergewicht ergiebt sich aus vorstehender Tabelle (Rubner).

b. Die Quellen der thierischen Wärme.

1) Die thierischen Verbrennungsprozesse.

Seitdem man weiss, dass im thierischen Organismus ein beständiger Verbrennungsprozess stattfindet, lag es nahe, diesem Prozess die Erzeugung der thierischen Wärme zuzuschreiben. Diese Herleitung wird wesentlich unterstützt durch die Thatsache, dass die kaltblütigen Thiere, deren Wärmebildung so geringfügig ist, dass die Eigenwärme des Thieres zuweilen nur um Bruchtheile eines Grades höher ist als die Aussentemperatur, auch einen sehr wenig energischen Verbrennungsprozess haben (p. 117), und ähnlich auch die Winterschläfer.

Zur absolut sicheren Feststellung aber müsste gezeigt werden, dass wirklich die von einem Thiere produzirte Wärmemenge gleich ist der aus den gleichzeitigen Umsatzprozessen sich ergebenden Verbrennungswärme. Hier würde genügen, die verbrannten Substanzen und deren Verbrennungswärme zu kennen, da die Zwischenstufen, auf welchen die Verbrennung Halt macht, keinen Einfluss auf die resultirende Verbrennungswärme haben können, sondern nur Anfangsstoffe und Endprodukte des ganzen Prozesses bekannt zu sein brauchen. Sind die Endprodukte nicht die der vollständigen Verbrennung, so ist ihre Verbrennungswärme von der vollständigen Verbrennungswärme der Anfangsstoffe in Abzug zu bringen. Aber es ist bisher unmöglich gewesen, die in dem Zeitraum eines kalorimetrischen Versuches stattfindenden chemischen Umsetzungen auch nur in ihren Anfangs- und Schlusswerthen soweit quantitativ festzustellen, dass eine sichere Berechnung der Verbrennungswärme stattfinden konnte.

Der früher, namentlich von Dulong und von Despretz eingeschlagene Weg, die Wärmebildung aus dem während des Versuches verzehrten Sauerstoff und der gebildeten Kohlensäure zu berechnen (der kalorimetrische Kasten diente zugleich als Respirationskasten), ist theoretisch unrichtig. Denn wenn man den nicht in der Kohlensäure wiedererscheinenden Sauerstoff als zur Verbrennung von Wasserstoff verbraucht ansieht (wobei schon die Oxydation von S, P etc. vernachlässigt wird), so ist doch bekanntlich die Summe der Verbrennungswärmen des verbrannten C und H keineswegs identisch mit der Verbrennungswärme der oxydirten organischen Verbindungen. In der That zeigt sich die Wärmeproduktion z. B. den ausgeschiedenen CO_2-Mengen nicht proportional (Rosenthal).

Immerhin ist jene Berechnung aus den Verbrennungsprodukten als eine erste Annäherung zu betrachten. Sie ergab über 90 pCt. der wirklich produzirten Wärmemengen, so dass die ausgesprochene Theorie, welche durch das Prinzip der Erhaltung der Energie gefordert wird, als experimentell bewiesen zu betrachten ist.

Seit die Verbrennungswärmen der wesentlichen Nährstoffe direkt ermittelt und die Kalorimeter verbessert sind, ist der Beweis noch verschärft worden (Rubner), so dass man, indem man die Quelle der thierischen Wärme theoretisch als sicher ansieht, umgekehrt die Verbrennungswärmen benutzt, um die Wärmeproduktion zu berechnen. Natürlich darf dabei nicht die eingeführte Nahrung zu Grunde gelegt werden, da deren Verbrennung der Aufnahme keineswegs parallel geht, sondern nur die aus den Bilanzversuchen ermittelten zersetzten Mengen von Eiweiss, Fett etc. (vgl. p. 226).

Hinsichtlich der Grösse der Verbrennungswärmen genügen hier folgende ungefähren Angaben: 1 Kilo Eiweiss oder trocknes Fleisch liefert bei vollständiger Verbrennung etwa 5500, bei Verbrennung zu Harnstoff (1 Kilo = 2200 Kal.) nur etwa 4740 Kal., 1 Kilo Kohlehydrat ca. 3800 bis 4200, 1 Kilo Fett ca. 9000.

Da in allen Geweben, mit Ausnahme der Hornsubstanzen, oxydative Prozesse stattfinden, so hat auch die Wärmebildung in allen Organen ihren Sitz, wenn auch in sehr ungleichem Massstabe. Für Drüsen (vgl. jedoch p. 149) und Muskeln ist ferner eine Steigerung der Wärmebildung zu den Zeiten der Erregung nachgewiesen. Auch ist direkt festgestellt, dass Muskelbewegung, Verdauung u. dgl. nicht nur die Temperatur, sondern auch die Wärmebildung steigern. Die wärmebildende Funktion der Leber (p. 248) zeigt sich darin, dass sie und ihr Venenblut wärmer ist, als das zuströmende Arterienblut (E. Cavazzani).

Andere wärmebildende Prozesse als die Verbrennung, namentlich die Spaltung (p. 122), kommen für die Gesammtrechnung nicht in Betracht, da sie nur intermediär sind und es hier lediglich auf die Endprodukte ankommt.

Neben den wärmebildenden kommen auch in sehr geringem Umfange wärmeverzehrende Prozesse im Körper vor, z. B. die Verflüssigung fester Nahrung, die Wasserverdunstung von der Oberfläche und die Abgabe der Kohlensäure. Diese Wärmeverluste müssen von der Produktion in Abzug gebracht, oder den Wärmeausgaben (vgl. unten) zugerechnet werden.

2) Die Reibung.

Eine Wärmequelle, welche jedoch auf die besprochene chemische Quelle zurückführt, liegt in der Vernichtung mechanischer Arbeit durch Reibung. Bei jeder Muskelkontraktion reibt sich der Muskel im Inneren und an seiner Umgebung, es reiben sich die Knochen in den

Gelenken, die Sehnen in ihren Scheiden, die Haut an den Kleidern. Die ganze Herzarbeit, deren Betrag p. 88 geschätzt ist, wird durch die Reibung des Blutes im Innern und an den Gefässwänden in Wärme verwandelt, ebenso die mechanische Athmungsarbeit durch die Torsion der Rippenknorpel, die Reibung der Luft in ihren Kanälen, die mechanische Verdauungsarbeit durch die Reibung des Darmes und des Inhaltes im Digestionskanal, u. s. f. Nimmt man hinzu, dass auch die galvanischen Ströme der erregten Muskeln etc. sich in ihr Aequivalent von Wärme umsetzen, so ergiebt sich, dass die ganzen Leistungen des ruhenden Organismus schliesslich in Gestalt von Wärme auftreten, also kalorimetrisch messbar sind.

c. Einfluss des Nervensystems auf die Wärmebildung.

Ein Einfluss des Nervensystems auf die wärmebildenden Prozesse ist an sich nicht unwahrscheinlich (vgl. p. 235) und bei Muskeln und Drüsen schon durch die funktionellen Nerven gegeben; ferner wird die verminderte Temperatur gelähmter Glieder von Manchen aus ihm abgeleitet. Indess sind die meisten Einflüsse von Nervendurchschneidungen und Reizungen aus der Einwirkung vasomotorischer Nerven ableitbar (s. unten sub 5b).

Zur Annahme centraler Vorrichtungen, welche die wärmebildenden Prozesse beherrschen sollen, hat die Beobachtung geführt, dass nach zufälligen Rückenmarksdurchtrennungen (Brodie, Billroth, Quincke) und nach experimentellen Durchschneidungen unter gewissen Umständen eine Temperaturerhöhung eintritt; da nun auf vasomotorischem Wege die Rückenmarksdurchschneidung eine Temperaturverminderung bewirken müsste, so schliesst man auf direkt die Wärmeproduktion beherrschende, im Mark verlaufende Fasern, welche sonach dieselbe hemmen müssten; das Hemmungscentrum würde danach im Gehirn zu suchen sein (Naunyn & Quincke); damit die Temperaturerhöhung auf Rückenmarksdurchschneidung hervortrete, muss die Steigerung der Wärmeausgabe in Folge der Lähmung der Hautgefässe durch warme Umhüllung der Thiere verhindert werden. Andere erhielten bei diesem Versuch keine Temperatursteigerung (Rosenthal), oder dieselbe trat schon durch das Bloslegen des Marks, also nur durch die Verwundung ein (v. Schorff). Auch nach Abtrennung des Kopfmarks von der Brücke, sowie nach Verletzungen dieser beiden Hirntheile zeigen sich Temperaturerhöhungen (Tscheschichin; Bruck & Günther; Schreiber; Wood), welche noch nicht hinreichend erklärt sind. Die stärksten Temperaturerhöhungen, zugleich mit Erhöhung des Stoffum-

satzes, also Fieber, machen Verletzungen am medialen Theile des Corpus striatum und nach Einigen auch an anderen Grosshirnstellen (Aronsohn & Sachs, Ott, Richet u. A.). Nach Reichert liegen die nächsten thermischen Centra im Rückenmark und werden durch das Gehirn nur excitirend und hemmend beeinflusst.

3. Die thierische Arbeitsleistung im Ganzen.

Leistet der Organismus äussere Arbeit, so lässt sich der Betrag derselben mittels des mechanischen Wärmeäquivalentes in Wärmemengen umrechnen und zu den kalorimetrisch gemessenen hinzuaddiren. Auch die so gewonnene Gesammtsumme muss, wenn die Theorie richtig ist, mit der Verbrennungswärme der gleichzeitigen chemischen Prozesse übereinstimmen, was im Allgemeinen der Fall ist. Dass sog. negative Arbeit, z. B. Bergabgehen, einen Abzug bedinge, resp. für den Stoffumsatz sich mit gleich hohem Bergsteigen kompensire, ist eine Täuschung, da der Körper auch beim Absteigen durch die hemmenden Muskelanstrengungen und die gleichzeitige horizontale Wegkomponente positive Arbeit leistet. In der That wirkt das Absteigen temperaturerhöhend, wenn auch weniger als das Aufsteigen (Villari).

4. Die Wärmeausgabe.

Den Wärmequellen stehen verschiedene Wärmeausgaben gegenüber, nämlich:

1. durch Strahlung von der Oberfläche des Körpers (s. unten);

2. durch Leitung: a) an die die Körperoberfläche berührenden Gegenstände, welche kälter als der Körper sind, also besonders Luft und Kleidung; b) an die in den Körper aufgenommenen Stoffe, welche kälter als der Körper sind, also inspirirte Luft und Nahrung.

Letztere Wärmeausgabe wird auch häufig so ausgedrückt, dass der Körper mit seinen Auswurfsstoffen (exspirirte Luft, Schweiss, Harn, Koth), welche annähernd die Temperatur des Körpers haben, Wärme ausgiebt: selbstverständlich läuft beides auf dasselbe hinaus, vorausgesetzt, dass Einnahmen und Ausgaben an Quantität und spezifischer Wärme gleich sind, was im Allgemeinen zutrifft.

3. durch Verdunstung von den feuchten Schleimhäuten und der äusseren Haut; die Hautverdunstung wird ausserordentlich gesteigert durch die Schweissabsonderung, welche, wenn die Aussentemperatur der inneren nahe kommt, fast die einzige Wärmeausgabe darstellt.

Das Verhältniss der einzelnen Wärmeausgaben ergiebt sich ungefähr aus folgenden Schätzungen für einen erwachsenen Mann in 24 Stunden (Helmholtz):

	Kalorien	Procente der ganzen Ausgabe
Erwärmung der Darmingesta . . .	70,157	2,6
Erwärmung der Athemluft	70,032	2,6
Verdunstung durch Athmung . . .	397,536	14,7
Strahlung, Leitung und Verdunstung von der Haut	2162,275	80,1
Summa der Ausgabe (= Einnahme):	2700,000	100.0

In dieser Schätzung ist die Summe von 2700 Kalorien (1,388 Kal. pro Kilo und Stunde) aus dem Gaswechsel (vgl. p. 252) mit Einführung einer erfahrungsmässigen Korrektur berechnet, die drei ersten Summanden direkt geschätzt, und die Hautausgabe als Rest ermittelt. Der respiratorische Wärmeverlust gilt für 20° Lufttemperatur; bei 0° würde er auf das Doppelte steigen.

Eine experimentelle Trennung der Ausgabe durch Strahlung und durch Leitung ist kaum möglich, da man keine Hautflächen in luftleere Räume einführen kann. Annähernd hat man die Strahlung gemessen, indem man einer abgegrenzten Hautfläche Thermometer (Winternitz), Thermosäulen oder metallische Netze, deren Widerstandszunahme durch die Wärme gemessen wurde (Masje, Stewart), gegenüberstellte. Die ausgestrahlte Wärmemenge soll pro Sek. und Qu.-cm. 0,000001 Kal. (für den Erwachsenen in 24 h. etwa 1700 Kal.) betragen (Masje; nach Stewart höchstens 700).

5. Der Wärmehaushalt und die Erhaltung der konstanten Temperatur.

a. Die innere Ausgleichung der Temperaturen.

Die Uebertragung der Wärme von den wärmebildenden zu den wärmeausgebenden Organen, sowie die Temperaturausgleichung zwischen den Organen von verschiedenem Wärmebildungsvermögen geschieht, da das Wärmeleitungsvermögen der thierischen Gewebe sehr gering ist, hauptsächlich durch das Blut, welches alle Organe beständig durchströmt. So erklärt es sich, dass die Blutwärme die mittlere Körpertemperatur darstellt, und dass die Temperatur der Gewebe von der Cirkulation sehr wesentlich abhängt; die vorzugsweise Wärme bildenden Organe erwärmen das Blut, ihr Venenblut ist wärmer als ihr Arterienblut, und sie werden um so mehr abgekühlt, je rascher sie durchströmt werden; bei der Haut ist es umgekehrt. Die Wärmeausgleichung kann natürlich nur eine annähernde sein, daher die p. 248 erwähnten lokalen Temperaturunterschiede.

Die Körperorgane zerfallen hiernach in zwei grosse Gruppen: solche welche wärmer sind als das Blut, d. h. hauptsächlich die Muskeln und Drüsen, und solche, welche kälter sind als das Blut, d. h. hauptsächlich die Haut, gewisse Schleimhäute, und vielleicht die Lun-

gen (s. unten). Da die Masse der ersten Gruppe sehr viel grösser ist als die der zweiten, so ergiebt eine einfache Ueberlegung, dass die Temperatur der ersteren viel weniger über der Blutwärme liegen muss, als die der zweiten unter derselben. Dies bestätigt die Erfahrung: die Muskeltemperatur liegt kaum merklich über der Bluttemperatur, die Hauttemperatur dagegen weit unter derselben.

Bei den **Lungen** ist das thermische Verhalten streitig; die Angabe, dass sich in ihnen das Blut abkühle, und daher der Inhalt des rechten Herzens wärmer sei als der des linken (G. Liebig, Bernard u. A.), wird theils bestritten (Colin, Jacobson & Bernhardt), theils aus dem Anliegen der dünnwandigen rechten Herzhälfte an die warme Leber erklärt (Heidenhain & Körner). Jedenfalls kommt der Haupttheil der respiratorischen Wärmeausgabe nicht den Lungen zu (vgl. p. 113). Der abkühlenden oder erwärmenden Wirkung der Lunge müsste übrigens eine umgekehrte Gesammtwirkung der übrigen Organe auf das Blut entsprechen.

Die eigene Wärmebildung der Lungen aus der Bindung des Sauerstoffs an das Hämoglobin ist nicht ganz unbedeutend, pro g O_2 etwa 0,475 Kal.*), d. h. etwas über $^1/_7$ der Wärmemenge, welche bei Verwendung zur vollständigen Verbrennung von Kohle entstehen würde (Berthelot). Nimmt man als mittleren Sauerstoffkonsum des Menschen pro Kilo und Stunde 0,531 g an (p. 116), so ergiebt sich aus dieser Quelle eine Produktion von 0,252 Kal., d. h. $^1/_5$ bis $^1/_6$ der Gesammtproduktion (zu 1,388 veranschlagt, p. 256). Aber diese Wärmeproduktion wird ohne Zweifel durch die Entbindung der Kohlensäure nahezu kompensirt. Wasserverdunstung würde in gleichem Sinne wirken, findet aber von der Lunge kaum statt (p. 113).

b. Die regulatorischen Einrichtungen.

Die **Erhaltung der konstanten Körpertemperatur** beruht auf einer Anzahl regulirender Einrichtungen, welche theils auf die Wärmebildung, theils auf die Wärmeausgabe einwirken.

1) Unwillkürliche Regulationsmittel.

a) **Die unwillkürliche Regulirung der Wärmebildung.** Im kalten Bade steigt die Innentemperatur, ehe sie sinkt, woraus man auf eine **Vermehrung der wärmebildenden Prozesse durch die Kälte** geschlossen hat (Hoppe, Liebermeister). Allerdings könnte gegen diesen Schluss eingewendet werden, dass möglicherweise die Verengerung der Hautgefässe im kalten Bade die Wärmeausgabe stärker vermindere als die äussere Kälte sie vermehrt, so dass eine Wärmeretention stattfände. Seitdem aber eine wirkliche Vermehrung des Stoffumsatzes durch Kälte für den Warmblüter zweifellos erwiesen

*) Interessant ist, dass diese Bindungswärme des Sauerstoffs von gleicher Ordnung ist mit derjenigen bei Bindung an Oxyde zu Superoxyden (Berthelot).

ist, kann auch über diese Art der Temperaturregulation kein Zweifel sein. Schon p. 232 ist bemerkt, dass das Kältegefühl der Haut wahrscheinlich die Muskelthätigkeit reflektorisch steigert (Pflüger), aber auch die übrigen Gewebe könnten betheiligt sein (vgl. p. 235). Bei den Muskeln ist es zweifelhaft, ob die erwähnte chemische Mehrleistung mit wirklicher Kontraktion verbunden ist; bei höheren Kältegraden aber empfindet man eine Art von Muskelspannung, und endlich tritt eine Art konvulsivischer Kontraktionen, Zähneklappern, Schaudern, Schüttelfrost ein, deren erwärmende Wirkung sogar empfunden wird.

Nach einigen Autoren sinkt die Wärmeproduktion nicht einfach mit zunehmender Aussentemperatur, sondern hat bei einer gewissen Temperatur (15° Rosenthal, 20—25° Ansiaux) ein Minimum; Andere finden umgekehrt ein Maximum (bei 18° für nackte Kinder, Langlois). Diese Angaben bedürfen der Aufklärung. Die Reaktion des Stoffumsatzes auf Abkühlung erfolgt bei kleinen Thieren fast sofort (Pembrey). — Der Schüttelfrost ist cerebralen Ursprungs, da er nach Durchschneidung des Halsmarks aufhört (Richet).

b) Die unwillkürliche Regulirung der Wärmeausgabe. Vor Allem wird die Hautcirkulation durch die gefässerweiternde Wirkung der Wärme beschleunigt (p. 99), und dadurch die Wärmeausgabe gesteigert, wenigstens so lange die äussere Temperatur unter der inneren liegt; umgekehrt wirkt Kälte gefässverengend, also den Wärmeverlust vermindernd. In gleichem Sinne, wenn auch viel schwächer, muss der pulsbeschleunigende Einfluss der Wärme wirken. Auch dem athmungsbeschleunigenden Einfluss der Wärme, namentlich der sog. Wärmedyspnoe (p. 138) wird wegen der respiratorischen Wärmeausgabe eine regulatorische Bedeutung zugeschrieben. Die kräftigste Steigerung der Wärmeausgabe in der Hitze wird aber durch die Schweisssekretion hervorgebracht, und zwar auch bei äusseren Temperaturen, welche die Körpertemperatur übertreffen. Ob auch Einflüsse auf das noch wenig untersuchte Strahlungsvermögen, welches ausser der Temperatur der Haut von ihrer Oberflächenbeschaffenheit abhängt, unter dem Einfluss der Cirkulation oder des Nervensystems stattfinden, ist unbekannt.

Auf rascher Verdunstung beruht auch zum Theil die Fähigkeit, sich kurze Zeit in einem geheizten Backofen aufzuhalten, und die Hand vorübergehend in geschmolzenes Blei zu tauchen; im letzteren Falle hindert die Dampfschicht den direkten Kontakt, ähnlich wie beim Leidenfrost'schen Versuch.

2) Willkürliche Regulationsmittel.

Eine Anzahl anderer Regulationsmittel beruhen theils auf sog. Instinkt, theils auf Ueberlegung, beide durch Empfindungen dirigirt. Kälte steigert und Wärme vermindert das Hungergefühl und die

Neigung zu Bewegungen; dies muss wegen der wärmebildenden Wirkung der Verdauung, der reichlichen Ernährung und der Muskelarbeit regulatorische Bedeutung haben. Beim Menschen spielt aber eine noch viel grössere Rolle die durch den Temperatursinn geleitete willkürliche Wärmediätetik durch Kleidung, Heizung, Bäder, Genuss warmer und kalter Getränke, u. dgl.; nur sie setzt den Menschen in den Stand, in allen Klimaten der Erde zu leben.

Das Wesen der Kleidung besteht in der Umgebung des Körpers mit stagnirenden und dadurch hautwarm werdenden und bleibenden Luftschichten; es kommt daher viel weniger auf den Stoff des Gewandes, als auf dessen Luftgehalt (Pelz, Wolle) und die Zahl der Schichten an. Bewegte Luft kühlt trotz des schlechten Wärmeleitungsvermögens den Körper rasch ab, selbst wenn sie nur wenig unter Hauttemperatur ist, und befördert namentlich beim Schwitzen die Verdampfung und in Folge dessen die Wärmeausgabe. Wasser wirkt bei gleicher Temperatur viel rascher abkühlend als Luft.

Der Einfluss der Kleidung auf die Wärmeausgabe ist neuerdings mehrfach kalorimetrisch (C. Rosenthal, Rumpel) und thermometrisch (Kunkel, Wurster, Stewart) untersucht worden. Im Allgemeinen bestätigt sich, dass selbst die dünnste Bekleidung, ja eine blosse Vaselin- oder Oelbedeckung, die Wärmeausgabe vermindert. An den bekleideten Stellen hat die Haut eine ziemlich konstante und überall ziemlich gleiche Temperatur von etwa 34°, welche auch im Freien in der Kälte nur wenig sinkt. Die Haare beschränken die Wärmestrahlung (Exner).

Die Regulation der Körpertemperatur ist nur eine annähernde, wie die p. 249 angeführten zeitlichen Temperaturschwankungen ergeben.

6. Die Grenzen der Körpertemperatur im Leben.

Die angegebene mittlere Temperatur des Menschen und der Warmblüter ist für das Zustandekommen der wichtigsten Lebensprozesse eine unerlässliche Bedingung. Selbst geringe Erhöhungen oder Erniedrigungen über die angegebenen Grenzen hinaus bringen schon bedeutende Gefahren mit sich, welche sich aus der Physiologie der Organe ergeben (vgl. z. B. den Wärmestillstand des Herzens p. 92, der Flimmerbewegung Kap. VII., die Wärmestarre der Muskeln ebendaselbst).

Erwähnt sei hier, dass hohe Wärmegrade (über 60°) auf die Gewebe zerstörend wirken und auf der Haut je nach dem Hitzegrad Schmerz, Entzündung, Blasenbildung, Nekrose („Verbrennung" verschiedenen Grades) oder Verkohlung hervorbringen. Aehnlich wirken auch sehr hohe Kältegrade. Sehr heisse und sehr kalte Luft (+200° im Backofen, —100° durch Verdunstung kondensirter Gase) können dagegen minutenlang ertragen werden, weil die Luft sehr schlecht leitet (s. auch p. 258).

Niedere pflanzliche Organismen können Kälte bis zu —130° (Pictet & Yung)

und Hitze bis zu 60° ertragen (Hoppe-Seyler): in gewissen Entwickelungsstadien werden Bakterien sogar durch Siedehitze nicht vernichtet (Tyndall, Chamberland).

Abnorm hohe Körpertemperaturen.

Abnorme Temperaturen treten auf, wenn entweder die Regulationsapparate nicht normal spielen, oder wenn Wärmebildung oder Wärmeausgabe dermassen von der Norm abweichen, dass die Regulationsmittel nicht ausreichen. Den wichtigsten dieser Fälle stellt das Fieber dar, ein pathologischer Zustand, welcher sich auch künstlich, z. B. durch faulige Infektion, ferner durch gewisse Hirnverletzungen (p. 254 f.) erzeugen lässt, und in welchem 1. der Stoffumsatz (Respirationsgrössen und Harnstoffausscheidung) trotz verminderter Nahrungsaufnahme gesteigert, 2. die Körpertemperatur abnorm hoch (oft über 40°), 3. die kalorimetrisch gemessene Wärmeproduktion nach den meisten Autoren erhöht, 4. die Hauttemperatur der inneren näher ist als im gewöhnlichen Zustande. Die Theorie des Fiebers ist noch unklar; die Meisten sehen das Primäre in dem gesteigerten Stoffumsatz, welcher unmittelbar die Wärmeproduktion steigern muss; es fragt sich nur, warum nicht gleichzeitig wie sonst die Wärmeausgabe sich kompensatorisch steigert; der Grund hiervon wird theils in Lähmung der Schweisssekretion, theils in Kontraktionszuständen der Hautgefässe gesucht, welche letztere freilich nur im Fieberfrost nachweisbar sind, während sonst die Haut im Gegentheil, wie oben erwähnt, heiss ist. Die Ursache sowohl des gesteigerten Stoffumsatzes als der abnormen Hautbeschaffenheit kann kaum anders als im Centralnervensystem gesucht werden.

Die Angabe, dass im Fieber die Regulation auf eine höhere Temperatur eingestellt sei (Liebermeister), so dass der Fiebernde bei Steigerung der Fiebertemperatur um Bruchtheile eines Grades schwitzt, bei gleicher Herabsetzung in Schüttelfrost verfällt (Stern), bedarf der Bestätigung. Ueberhaupt sind die Fiebererscheinungen vielfach streitig.

Abnorm niedrige Körpertemperaturen. Winterschlaf.

Kaltblütige Thiere können Temperaturen bis an den Gefrierpunkt anhaltend ertragen, doch hört ihr Stoffumsatz (p. 232) und ihre Leistungen nahezu auf. Warmblüter sterben durch Abkühlung, sobald ihre Temperatur auf eine gewisse Grenze (circa 19°) gesunken ist (Tod durch „Erfrieren“ oder „Wärmeinanition“). Vorher sinkt die Pulsfrequenz und die Darmbewegungen enorm, und die Centralorgane werden zu vielen Leistungen, z. B. Erstickungskrämpfen unfähig (Horwath). Erreicht die Abkühlung diese Grenze nicht, so kann man die Thiere durch Wiedererwärmung aus dem soporösen (dem Winterschlaf

entsprechenden) Zustande wieder erwecken. Erreicht die Abkühlung nicht 20—18°, so erwärmen sich die Thiere von selbst wieder, sobald sie in mittlere Temperatur gebracht werden.

Manche Thiere überstehen noch tiefere Abkühlung ohne künstliche Zuthat (Horwath), andere nur bei künstlicher Respiration (Walther), deren Wirksamkeit aber bestritten wird (Ansiaux). Beim Tode soll das venöse Blut zuweilen hellroth sein, weil die abgekühlten Gewebe nicht athmen (Quinquaud). Hart gefrorene Frösche können wieder aufleben (Pflüger), jedoch nicht mehr, wenn alles Wasser in ihnen gefroren ist (Kochs).

Erfolgt die künstliche Abkühlung sehr allmählich, so verändern sich viele Warmblüter in eigenthümlicher Weise, indem sie eine Art künstlicher Poikilothermie annehmen (Bernard). Derselbe Zustand wird ausserdem erreicht durch Sauerstoffmangel beim Athmen im abgeschlossenen Luftraum, Ueberfirnissung der Haut (p. 120), Durchschneidung des Halsmarks (Bernard), Berieselung des Bauchfells mit verdünnter Kochsalzlösung (Wegener). Die eigene Wärmebildung ist auf ein Minimum reduzirt, so dass die Thiere wie wirkliche Kaltblüter nur wenig wärmer sind als ihre Umgebung. Auch die übrigen Funktionen und der Stoffumsatz sind stark herabgesetzt; das Thier befindet sich in einem soporösen Zustande. Seine Organe bleiben nach der Ausschneidung viel länger funktionsfähig als sonst.

Regelmässig tritt dieser Zustand in der kalten Jahreszeit bei den Winterschläfern ein, welche die eben erwähnte Anpassungsfähigkeit in besonders hohem Grade besitzen.

Das Erwachen aus dem Winterschlaf kann ausser durch Wärme auch durch sensible Reize hervorgerufen werden (schon durch die Blasenfüllung, R. Dubois), und überhaupt liegt der in Rede stehenden Eigenschaft eine Einwirkung des Centralnervensystems zu Grunde, denn nach Rückenmarksdurchschneidung nimmt der untere Körperabschnitt an der durch Hautreize eingeleiteten Wiedererwärmung nur sehr langsam Theil (H. Quincke). Das Centralorgan für die Erwärmung soll das Grosshirn, und der Hauptheerd der gebildeten Wärme die Leber sein, welche am schnellsten wärmer wird; die Muskeln, welche im Gegentheil im Winterschlaf kontrahirt sind (Einrollung des Thieres) und beim Erwachen erschlaffen, sind bei der Erwärmung nicht betheiligt (Dubois).

Abnorme Veränderungen der Körpertemperatur werden ausserdem bewirkt: durch zahlreiche Gifte, welche die Gefässcentra reizen oder lähmen, ferner durch Reizung sensibler Nerven (Mantegazza), welche durch Vermittelung des Kopfmarks die Gefässe der Haut erweitert (p. 103) und dadurch die Innentemperatur erniedrigt (Heidenhain). Manche Gifte, wie Chinin, Alkohol, erniedrigen die Temperatur anscheinend durch direkte Verminderung des Stoffumsatzes (Binz).

7. Verhalten der Temperatur nach dem Tode.

Nach dem Tode sinkt die Körpertemperatur auf die der Umgebung herab. Zuweilen aber wird kurze Zeit nach dem Tode ein Ansteigen der Temperatur

beobachtet. Diese postmortale Temperatursteigerung wird theils von der mit der Todtenstarre verbundenen Wärmebildung (Kap. VII.), theils von dem plötzlichen Aufhören der Wärmeausgabe durch die Hautcirkulation, bei noch fortbestehenden chemischen Prozessen im Innern (Heidenhain), abgeleitet.

Anhang zum 6. Kapitel.

Die thierische Lichtentwickelung.

Bei zahlreichen niederen Thieren, namentlich Infusorien, Salpen, Medusen, seltener bei Arthropoden, kommt eine selbstständige Lichtentwicklung vor, meist so schwach, dass sie nur im Dunkeln mit adaptirtem Auge (Kap. XII.) sichtbar ist. Bei den kleinsten dieser Geschöpfe leuchtet in der Regel die ganze Körperoberfläche, bei vielen sind es besondere Leuchtorgane, welche an den verschiedensten Körperstellen angebracht sein können. Die Leuchtorgane der Leuchtkäfer (Lampyris u. A.) bestehen aus Zellen, welche mit den Enden der Tracheen in inniger Verbindung stehen (M. Schultze).

Das Leuchten des Meerwassers und das oberflächliche, auf frische Schnittflächen allmählich sich verbreitende Leuchten verwesender Stoffe, wie Fische, Fleisch, Holz, rührt von gewissen Bakterien her, welche neuerdings vielfach in Reinkulturen gezüchtet sind. Auch Leuchten des frisch entleerten Harns ist zuweilen beobachtet (Jurine, Guyton, Driessen), ebenfalls wahrscheinlich in Folge des Eindringens von Leuchtbakterien in die Blase (Pflüger).

In allen Fällen ist die Lichtentwicklung an Sauerstoffzutritt unmittelbar gebunden; sie erlischt in sauerstofffreien Gasen, im Vakuum, in Wasser, sobald dessen Sauerstoffgehalt erschöpft ist. Die Sauerstoffverzehrung ist u. A. durch Reduktion nachweisbar; die Leuchtzellen der Käfer reduziren kräftig Osmiumsäure (M. Schultze); das von leuchtenden Fischen abgegossene leuchtende Wasser reduzirt Hämoglobinlösungen (Pflüger). Ausserdem ist bei Käfern ein Einfluss des Nervensystems auf das Leuchten nachgewiesen; es ist vom Willen abhängig, erlischt vorübergehend durch Köpfen und wird durch viele Reize reflektorisch verstärkt. Reizung der Nerven des Leuchtorgans bewirkt Leuchten (Fuchs). Endlich wird es in allen Fällen auch durch direkte mechanische, elektrische, chemische Reize lebhafter, z. B. durch blosse Erschütterung des Wassers, welches Leuchtorganismen enthält (Kielwasser der Schiffe).

Die Lichtentwicklung ist also eine elementare Funktion des Protoplasma, welche in allen Beziehungen den anderen Funktionen analog,

aber inniger als andere an die Sauerstoffaufnahme gebunden ist. Sie ist nur in den genannten Fällen bis zu einem sichtbaren Grade entwickelt, und in dem gewöhnlichen Protoplasma vielleicht ganz verloren gegangen.

Das Leuchten mancher Augen (Katzenaugen) im Dunkeln ist nur ein durch das Tapetum (Kap. XII.) verstärkter Reflex fremden Lichtes, und fehlt im absolut dunklen Raum. Die Lichterscheinungen bei Schlag, Druck und anderen Einwirkungen auf das Auge sind rein subjektiver Natur.

Siebentes Kapitel.

Die thierische Bewegung im Allgemeinen.

Die Einwirkung des Organismus auf die Aussenwelt beruht fast ausschliesslich auf seiner selbstständigen Bewegung, welche durch die vorübergehende Zusammenziehung der Muskeln in der Richtung ihrer Faserung bewirkt wird. Man unterscheidet nach dem anatomischen Bau zwei Arten von Muskeln, die quergestreiften oder animalischen, und die glatten oder organischen. Erstere, deren Fasern eine feine und regelmässige Querstreifung besitzen, und, abgesehen von den Inscriptiones tendineae, durch die ganze Länge des Muskels hindurchgehen, sind überall da im Körper angebracht, wo energische Bewegungen vorkommen. Die glatten Muskeln bilden dagegen Schichten in den Wänden der Eingeweide-Hohlorgane, mit kurzen, nicht quergestreiften Spindelzellen, welche nicht blos in der Querrichtung, sondern auch in der Längsrichtung der Zellen aneinandergereiht, und durchweg dem Willen entzogen sind.

Auch in den Eingeweiden kommen quergestreifte Muskeln vor, wo die Bewegung energisch ist, so im Herzen, in der Iris der Vögel, am Gaumen und Darm gewisser Fische. Die sich träge bewegenden Klassen der Wirbellosen (Mollusken, Würmer, Echinodermen, Coelenteraten etc.) besitzen fast nur glatte Muskeln. Auch bei den Wirbelthieren und Artikulaten sind die Muskeln im Embryo anfangs glatt, die Querstreifung stellt also einen höheren Entwickelungszustand des kontraktilen Gewebes dar. Bei Echinodermen, Würmern und Mollusken kommen auch doppelt schräggestreifte Muskelfasern an energischer sich kontrahirenden Organen vor. Dass die quergestreiften Muskeln willkürlich kontrahirt werden können, die glatten nicht, trifft nur für die Wirbelthiere, und auch hier nur mit Ausnahmen (Herz, Iris der Vögel etc.) zu.

Geschichtliches. Die Haupteigenschaft der Muskeln, nämlich die Fähigkeit aktiver Bewegung, scheint zuerst am Herzen und am Darm von de Marchettis

(1652) erkannt worden zu sein. Allgemeiner und schärfer wurde dann von Glisson 1677 dem Muskel die Fähigkeit zugeschrieben, sich auf äussere und innere Reize zu kontrahiren, und diese „Irritabilität" als die Grundlage der thierischen Bewegung erkannt. Experimentell wurde diese Lehre aber erst durch Haller 1739 begründet und von zahlreichen Unklarheiten befreit. Er zeigte, dass der Muskel auf direkte Reize auch ohne Betheiligung des Nerven sich aktiv kontrahiren kann, dass diese Kontraktion von der Elastizität, welche auch der todten Faser zukommt, verschieden ist, und dass ihre Kraft zu der des Reizes in keinem Verhältniss steht, vielmehr im Mukel vorräthig und durch den Reiz auslösbar ist. — Der Kontraktionsvorgang selbst, seine Wirkung auf das Skelett etc. und seine Kraft untersuchte besonders der Mathematiker und Physiker Borelli (de motu animalium, 1680). Den nächsten bedeutenden Fortschritt auf diesem Gebiete begründeten erst Ed. Weber durch seine klassische Arbeit über die Muskelphysik, 1846, welche zugleich lehrte, anhaltende Kontraktion hervorzubringen, und Helmholtz durch die zeitliche Analyse der Zuckung 1850. — Eine Erklärung des Kontraktionsvorganges ist bis heute nicht möglich gewesen, obgleich zahlreiche Materialien durch die genaueste Untersuchung des Muskels nach allen Richtungen gesammelt worden sind. Von diesen Arbeiten sei hier erwähnt: die Entdeckung der Querstreifung und ihrer Ursache Leuwenhoeck 1679, Bowman 1840), der glatten Muskelfasern (Kölliker 1847), der Anisotropie der Muskelfaser (Boeck 1839, Brücke 1857), der mikroskopischen Erscheinungen bei der Kontraktion (Weber 1846 und viele Neuere); ferner die Entdeckung und Verfolgung der galvanischen Eigenschaften (Geschichte s. unten sub 7), die Entdeckung der Wärmebildung bei der Kontraktion (Helmholtz 1848); endlich die Untersuchung der Chemie und des Stoffumsatzes im Muskel (J. Liebig 1847, G. Liebig 1850, du Bois-Reymond 1858, Kühne 1859 u. A.).

I. Die quergestreiften Muskeln.

1. Die mechanischen Eigenschaften in der Ruhe.

Von den mechanischen Eigenschaften des Muskels ist fast nur das Verhalten gegen Längsdehnung untersucht, welches vorzugsweise wichtig ist, weil jede Arbeit des Muskels ihn selber entsprechend dehnt. Der Muskel ist ein Gebilde von geringer, aber sehr vollkommener Elastizität, d. h. er besitzt eine grosse Dehnbarkeit (wird durch geringe Belastung schon bedeutend verlängert), kehrt aber nach dem Aufhören der dehnenden Kraft wieder zu seiner ursprünglichen Länge zurück. Letzteres ist zwar beim ausgeschnittenen Muskel nicht ganz genau der Fall, muss aber für den normalen Zustand angenommen werden, weil sonst jede Anstrengung eine bleibende Verlängerung der Muskeln zur Folge haben müsste. Mit der Verlängerung nimmt natürlich der Querschnitt entsprechend ab, so dass das Volum annähernd dasselbe bleibt; in Wirklichkeit wird es ein wenig vermindert (Schmulewitsch). Wie bei allen organisirten Körper sind auch beim Muskel nicht, wie bei den unorganisirten, die Dehnungslängen den spannen-

den Gewichten proportional, sondern ein gleicher Spannungszuwachs bringt um so geringere Verlängerung hervor, je mehr der Muskel bereits gedehnt ist (Ed. Weber). Die Dehnungskurve, d. h. die Linie, welche man erhält, wenn man die dehnenden Gewichte als Abscissen und die Dehnungslängen als Ordinaten aufträgt, ist daher nicht wie bei den unorganisirten Körpern eine gerade Linie, sondern nähert sich einer Hyperbel (Wertheim). In Fig. 37, p. 278, ist *BC* eine solche Dehnungskurve.

Der Muskel zeigt in hohem Grade die auch anderen organisirten Substanzen eigene Erscheinung der elastischen Nachwirkung, d. h. er nimmt sowohl bei Belastung als bei Entlastung die neue Länge zunächst nur annähernd und erst nach einiger Zeit vollkommen an (W. Weber). Ueber Wirkung der Temperatur s. unten sub 4. b. 2).

Die Dehnungskurve des Muskels kann man nicht nur durch Messung oder graphische Registrirung der Muskellängen bei verschiedenen Belastungen punktweise, sondern durch das p. 3 angedeutete Verfahren auch kontinuirlich gewinnen. Auch am lebenden Menschen lässt sie sich aus der Stellung von Gliedmassen ableiten (Donders & van Mansfelt, Mosso's Myotonometer); die Resultate sind zum Theil von den oben angegebenen (für ausgeschnittene Froschmuskeln) abweichend.

Die Elastizität des Muskels schützt denselben vor Zerreissungen bei plötzlicher Kontraktion, und mildert auch die Wirkungen auf andere Körpertheile, indem die Kraft sich theilweise aufspeichern und allmählicher ausgeben kann; etwa wie beim Windkessel der Pumpen und beim sog. Pferdeschoner. Im lebenden Körper sind die Muskeln beständig etwas über ihre natürliche Länge gedehnt, so dass sie bei Lostrennung von ihren Befestigungspunkten etwas zurückschnellen. Diese Anordnung hat den Vortheil, dass bei eintretender Kontraktion sofort die Befestigungspunkte einander genähert werden, ohne dass erst Zeit und Kraft zur Anspannung des schlaffen Muskels verloren wird. In den losgetrennten Muskeln findet man die Muskelröhren gewöhnlich nicht gradlinig ausgestreckt, sondern wellenförmig oder im Zickzack gekrümmt.

2. Die optischen Eigenschaften in der Ruhe.

Die Querstreifung der Muskelfaser beruht auf regelmässiger Abwechselung hellerer und dunklerer, d. h. schwächer und stärker lichtbrechender Schichten, deren Deutung noch streitig ist. Die physiologischen Thatsachen sprechen gegen die Präexistenz aller in der todten Muskelfaser zuweilen sichtbaren longitudinalen und transversalen Membranen, also gegen die Eintheilung in sogenannte Muskelkästchen. Allgemeiner anerkannt ist die Präexistenz der Fleischprismen (Sar-

cous elements, Bowman) welche in transversaler Schicht die Muskelscheiben (Discs, Bowman), in longitudinaler Reihe die Fibrillen bilden. Die regelmässige Anordnung der Prismen ist bisher noch nicht erklärt, da die Zwischensubstanz den Bewegungen von Entozoen (Myoryctes Weismannii) keinen merklichen Widerstand bietet, also als flüssig betrachtet werden muss (Kühne). Ueber weitere Details des Muskelbaues s. die anatomischen Werke.

Die Querstreifung kann wie ein feines Gitter Beugungsspektra hervorbringen, an welchen funktionelle Abstandsänderungen (durch Dehnung, Kontraktion) entsprechende Aenderungen bewirken (Ranvier, Bernstein).

Die Anisotropie des Muskels.

Anisotropie, d. h. ungleiche Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Lichtes je nach der Durchgangsrichtung wird am besten durch den Gangunterschied erkannt, welche die beiden aus einem einfallenden polarisirten Lichtstrahl hervorgehenden, zu einander senkrecht polarisirten Strahlen, der ordinäre und extraordinäre, vermöge ihrer ungleichen Geschwindigkeit erlangen, und welcher um so grösser wird, je dicker die durchlaufene Schicht des anisotropen Körpers. Dieser Gangunterschied liefert erkennbare Interferenzerscheinungen, wenn beide Strahlen (welche wegen ihrer verschiedenen Schwingungsrichtung nicht mit einander interferiren können) wieder zu gleicher Schwingungsrichtung gebracht werden, am besten durch ein (analysirendes) Nicol'sches Prisma, welches von beiden Strahlen nur diejenige Komponente hindurchlässt, welche auf seine eigene Schwingungsrichtung fällt. Der zu untersuchende Körper muss also zwischen einen polarisirenden und einen analysirenden Nicol gebracht werden, am besten so, dass die Schwingungsebenen beider Nicols zu einander senkrecht stehen, und die optische Axe des anisotropen Körpers mit beiden Winkel von 45° bildet. Der Körper zeichnet sich dann im dunklen Gesichtsfelde durch Helligkeit oder (bei weissem Lichte) Farbenerscheinungen aus, welche von der durchlaufenen Schichtdicke abhängen. Da letztere bei einer einzelnen Muskelfaser zu gering ist, um erhebliche Interferenzerscheinungen zu machen, bringt man gewöhnlich eine doppelt brechende (Gips- oder Glimmer-) Platte von solcher Dicke und Lage zwischen die Nicols, dass das Gesichtsfeld in der sog. Teinte de passage erscheint, d. h. in derjenigen (braun-rothen) Interferenzfarbe, welche durch einen geringen positiven oder negativen Zuwachs an Gangunterschied am merklichsten (in Gelb oder Blau) verändert wird, so dass die aufgelagerte Muskelfaser nunmehr in anderer Farbe erscheint.

Die Untersuchung der Muskelfaser im polarisirten Lichte lehrt (Boeck, Brücke), dass dieselbe positiv anisotrop ist, d. h. in der optischen Axe die Geschwindigkeit am grössten (wahrscheinlich also die Substanzdichte am kleinsten) ist, dass sie ferner einaxig ist, d. h. nur eine einzige und zwar mit ihrer Längsaxe zusammenfallende optische Axe hat, da an Querschnitten Drehung in ihrer eigenen Ebene nichts an den Erscheinungen ändert. Endlich ergiebt sich (Brücke, Hensen, Merkel u. A.), dass nicht der ganze Faserinhalt, sondern

fast nur die den Fleischprismen entsprechenden Schichten anisotrop sind, die Zwischensubstanz im Wesentlichen isotrop; doch enthält auch diese noch schwach anisotrope Lagen zu beiden Seiten einer feinen als Quermembran *q* bezeichneten Linie, die sog. Neben- oder Endscheiben *n*. Die anisotrope Hauptschicht *mm* zerfällt ferner durch eine schwächer anisotrope Mittelscheibe *s* in zwei dicke Querscheiben *m*, wie Fig. 31 schematisch veranschaulicht, in welcher das weiss Gelassene isotrope Substanz darstellt. Von der longitudinalen Zerklüftung der Scheiben *mm* zu Fleischprismen ist in der Figur abgesehen.

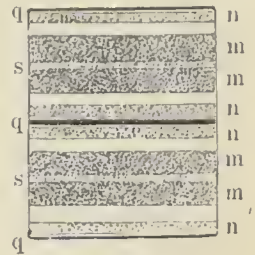


Fig. 31.

3. Die Zusammenziehung des Muskels.

a. Die Formveränderung im Allgemeinen.

Die Muskelkontraktion besteht in einer Verkürzung der Längsaxe (d. h. der Primitivröhren) und Verdickung im Querschnitt. Mit diesen Veränderungen ist jedoch nach vielen Autoren eine sehr geringe Volumverminderung, also eine Verdichtung verbunden. Bringt man nämlich Muskeln in ein geschlossenes, mit Flüssigkeit erfülltes und mit einer Steigröhre versehenes Gefäss, und veranlasst sie zur Kontraktion, so sinkt während derselben die Flüssigkeit in der Steigröhre (Erman, Valentin). Jedoch sind diese Versuche nicht einwandsfrei und ihre Wiederholung mit Vermeidung gewisser Fehlerquellen ergab keine Volumabnahme (J. R. Ewald).

b. Die mikroskopische Erscheinungsweise.

Die Verkürzung und Verdickung ist auch an jeder einzelnen Faser eines unter dem Mikroskop gereizten Muskels nachzuweisen. Sind die Fasern im Zickzack gekrümmt, so strecken sie sich bei der Kontraktion. Die Querstreifung wird bei der Kontraktion enger, wie sie umgekehrt bei der Dehnung breiter wird (Ed. Weber).

Genauere Untersuchung lehrt, dass die Kontraktionserscheinungen vorzugsweise an den anisotropen Theilen auftreten (Engelmann), welche kürzer und dicker werden, und sich zugleich einander nähern. Der Helligkeitsunterschied der isotropen und anisotropen Substanz schwindet, so dass der Inhalt homogen aussieht, und kehrt sich sogar um (Flögel), letzteres ist jedoch streitig; hiermit ist eine Volumzunahme der anisotropen Substanz auf Kosten der isotropen verbunden, bei welcher erstere Wasser aufzunehmen scheint (Engelmann).

Erfolgt die Reizung des Muskels während der Beobachtung im

polarisirten Licht, so ändern sich die Farben gar nicht, wenn die Formveränderung durch feste Einschliessung verhindert wird (Brücke), und bei wirklicher Kontraktion oder Dehnung nur soweit als der Dimensionsänderung entspricht (Hermann). Die optischen Konstanten der Muskelfaser werden also durch Kontraktion und durch Dehnung nicht verändert. Die merkwürdige Thatsache, dass das Verhältniss der longitudinalen und der transversalen Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Lichtes trotz Veränderungen in der Gestalt der anisotropen Theile stets das gleiche bleibt, kann vor der Hand nicht anders erklärt werden als durch die Annahme, dass die anisotropen Schichten aus kleineren an sich unveränderlichen anisotropen Elementen (Disdiaklasten) zusammengesetzt sind, in deren veränderlicher Anordnung die Veränderung der Gestalt besteht (Brücke).

c. Die Zuckung.

Auf jeden einfachen, den Muskel treffenden Reiz erfolgt eine rasch ablaufende Verkürzung, die Zuckung.

Der zeitliche Verlauf der Kraftentwicklung im Muskel nach der Reizung kann nach zwei Methoden ermittelt werden (Helmholtz).

1. Man lässt den (schwach belasteten) Muskel sich frei verkürzen, wobei die Länge den Verkürzungskräften proportional zuerst ab- und dann wieder zunimmt: der Muskel ist vertikal aufgehängt und sein unteres Ende zeichnet mittels eines Hebelsystems mit Schreibschrift seine Bewegung auf eine sich schnell mit konstanter oder doch gesetzmässiger Geschwindigkeit horizontal vorüberbewegende Fläche, z. B. den Mantel eines um eine vertikale Axe rotirenden Cylinders (Helmholtz'sches Myographion), oder eine an einem langen Pendel befestigte ebene Platte (Fick-sches Myographion), oder eine durch eine gespannte Feder vorübergeschleuderte Tafel (du Bois'sches Myographion). Es entsteht so eine Kurve, deren Abscissen die Zeit, und deren Ordinaten die Verkürzungsgrössen darstellen. Damit an dieser Kurve auch der Moment des Reizes markirt sei, lässt man die sich bewegende Fläche selbst beim Durchgang durch eine bestimmte Stellung die Zuckung durch Oeffnung eines Kontaktes auslösen. In Fig. 32 stellt c diesen Kontakt dar: derselbe wird umgeworfen, sobald der mit der Schreibplatte P fest verbundene Daumen d ihn erreicht; hierdurch öffnet sich der Kreis der Kette K und die Spirale s induzirt in p einen Strom, welcher den Muskel m zum Zucken bringt. Bewegt man die Platte sehr langsam an c vorbei, so reduzirt sich die Zuckungskurve auf einen vertikalen Strich r, welcher den Reizmoment bedeutet. Die bei stillstehender

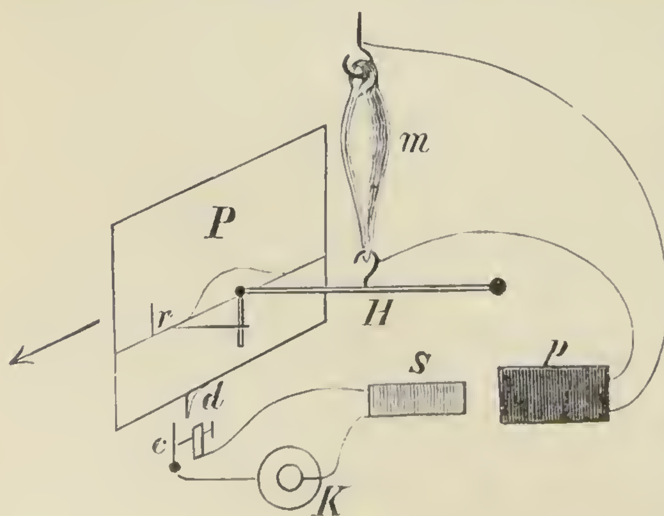


Fig. 32.

Schreibplatte entstehenden Zuckungsstriche dienen zur bequemsten Messung von Zuckungshöhen (Pflüger'sches Myographion).

Das den Muskel spannende Gewicht wird im Beginn der Zuckung in die Höhe geschleudert, so dass für den Rest der Zuckung keine Belastung da ist. Nimmt man statt des Gewichts eine Feder, so nimmt umgekehrt während der Zuckung die Spannung zu. Soll die Zuckung bei genau gleicher Spannung („isotonisch", Fick) ablaufen, so muss man die Feder so an den Hebel angreifen lassen, dass ihr Moment um so viel abnimmt wie die Spannung zunimmt (Grützner).

Statt der Verkürzung kann man auch die Verdickung des Muskels ihre Kurve aufzeichnen lassen (Aeby, Marey); dies ist auch am unverletzten Körper (bei lebenden Menschen) ausführbar. Die Dickenkurve stimmt natürlich mit der Längenkurve überein.

2. Man lässt die Zuckung nicht frei zu Stande kommen, sondern verzögert sie durch Gewichte; diese werden in einer Wagschale unter dem bei *c* gestützten Hebel *dc* so angebracht (Fig. 33), dass sie den Muskel in der Ruhe nicht dehnen können, aber an ihm hängen, sowie er sich verkürzen will. Jedes so angebrachte Gewicht („Ueberlastung") hält den Muskel so lange auf seiner Ruhelänge fest, bis die Verkürzungskraft (Energie) bis zu einem Werthe angewachsen ist, welcher der Ueberlastung gleich ist: da die Verkürzungskraft sich successive nach der Reizung entwickelt, so ist die Zeit von der Reizung bis zur Abhebung der Ueberlastung von ihrer Unterlage, d. h. bis zur Lösung des Kontaktes bei *c*, um so grösser, je grösser die Ueberlastung ist. (Ist die Ueberlastung Null, so ist die bis zur Hebung verstreichende Zeit die der latenten Reizung.) Endlich kommt man zu einer Ueberlastung, welche überhaupt nicht mehr gehoben wird, welche also die Grenze darstellt, bis zu welcher die verkürzenden Kräfte sich überhaupt entwickeln können (die sog. „absolute Kraft", s. unten). — Die Messung der Zeit vom Momente der Reizung bis zur Hebung der Ueberlastung, d. h. bis zur Lösung des Kontakts bei *c*, geschieht nach der Pouillet'schen Methode, d. h. aus dem Ausschlag eines Galvanometers *G*, dessen Strom (Kette *K*) im Moment der Reizung geschlossen und durch die Oeffnung des Kontaktes *c* wieder geöffnet wird. Das Zusammenfallen der Schliessung des zeitmessenden Stromes mit der Reizung wird erreicht durch die Wippe *W*, an welcher das die Schliessung bewirkende Aufstossen des Griffels auf die Platte *e* zugleich den Kontakt *f* und somit den erregenden Strom *K'* öffnet und hierdurch dem Muskel einen Oeffnungs-Induktionsstrom ertheilt (Helmholtz).

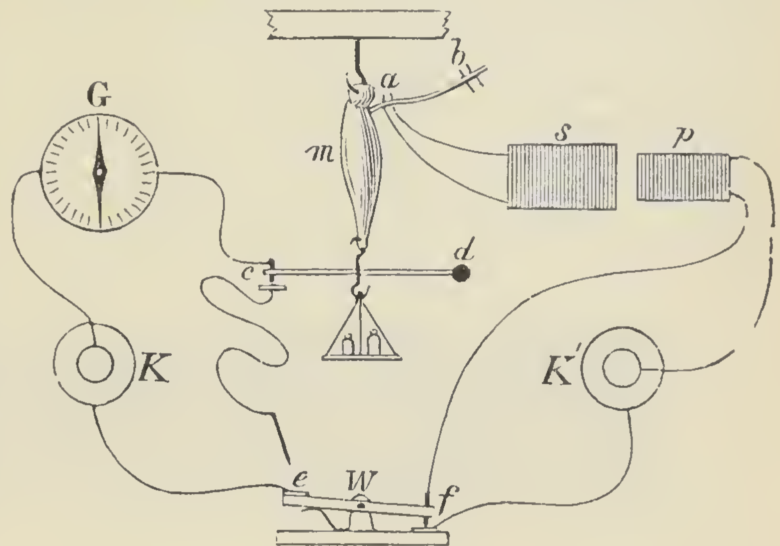


Fig. 33.

Die vorstehenden Methoden führen zu folgenden Ergebnissen: Die Verkürzung beginnt nicht sofort im Momente der Reizung, sondern es

vergeht erst eine kurze Zeit (bis zu $^1/_{100}$ Sekunde), ehe die Kontraktion anfängt, während welcher Zeit also der Muskel äusserlich in Ruhe bleibt: die Zeit der latenten Reizung. Dann beginnt die Verkürzung und steigt, zuerst mit zunehmender, dann mit abnehmender Geschwindigkeit, bis zu einem gewissen Maximum. Jetzt lassen die verkürzenden Kräfte allmählich nach und der Muskel wird durch die an ihm hängende Last zuerst schnell, dann langsamer wieder auf seine frühere Länge gedehnt (Helmholtz).

Die Rückkehr des Muskels zur ursprünglichen Lage geschieht nur dann vollkommen, wenn genügende dehnende Kräfte auf ihn wirken (Kühne, Hermann); vgl. Fig. 34. Der Verkürzungsrückstand ist aber ferner trotz dehnender Kräfte beträchtlich, wenn der Muskel stark ermüdet, oder dem Absterben nahe, oder sehr heftig direkt gereizt (Tiegel), oder durch Veratrin und ähnliche Gifte verändert ist (v. Bezold). Die Kontraktion kann dabei längere Zeit auf voller Höhe persistiren.

Fig. 34 stellt eine mit leichtem Myographionhebel gewonnene Zuckungskurve dar. *Ra* ist das Latenzstadium; die Kurve zeigt bei *c* eine Trägheitsschwingung des Hebels; bei grösserer Hebelmasse treten mehrere solche ein, weil jeder Fall

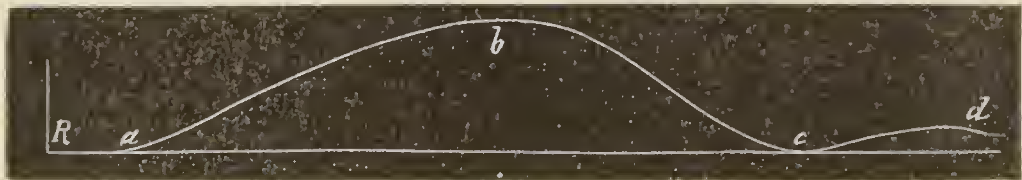


Fig. 34.

des Gewichts den elastischen Muskel dehnt. Die Kurve erreicht wegen zu schwacher Last die Abscissenaxe nicht wieder (Verkürzungsrückstand bei *d*).

Trägt man die nach dem zweiten obigen Verfahren gefundenen Zeiten als Abscissen, die ihnen entsprechenden Ueberlastungen als Ordinaten auf, so erhält man eine Energiekurve (Helmholtz), welche mit dem aufsteigenden Theil der nach der myographischen Methode erhaltenen Kurve übereinstimmt. Jedoch weicht die Myographionkurve wegen der Trägheit der am Muskel hängenden Last etwas von der Energiekurve ab (Klünder). Fig. 35 ist die Energiekurve eines Gastroknemius, *ab* das Latenzstadium, die Zahlen unter der Abscisse Hundertstel Sekunden. Die Energiekurve lässt sich auch direkt gewinnen, indem man den Muskel so stark belastet, dass er sich nur sehr wenig verkürzt, die Zuckung aber stark vergrössert aufzeichnet. Solche Zuckungen, bei welchen sich nur die Spannung ändert, werden als „isometrische", dagegen die gewöhnlichen, bei denen die Spannung konstant bleibt und die Länge sich ändert, als „isotonische" (p. 269) bezeichnet (Fick).

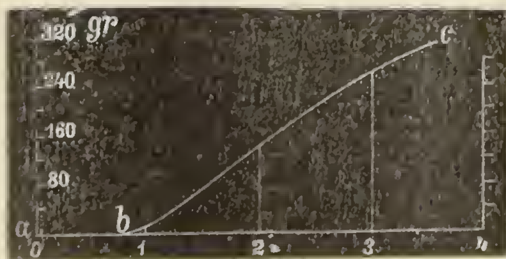


Fig. 35.

Die Dauer des Latenzstadiums ist sehr variabel. Bei einem

gegebenen Muskel wird es namentlich durch stärkere Reize und durch schwächere Belastung verkürzt (Lautenbach, Mendelssohn u. A.), jedoch nur soweit diese Einwirkungen die Zuckung verstärken (Tigerstedt). Kälte und überhaupt alle diejenigen Schädlichkeiten, welche die Zuckung in die Länge ziehen, verlängern auch das Latenzstadium, und es ist auch in den von Natur langsamer zuckenden Muskeln länger.

Die Latenzzeit des Muskels braucht nicht mit der des einzelnen Muskelelements übereinzustimmen. Abgesehen davon, dass selbst bei direkter Reizung die Zuckung meist nur von einzelnen Punkten ausgeht, also Zeit braucht, um merkliche Muskellängen zu ergreifen, muss die Elastizität des Muskels eine verzögernde Rolle für die Bewegung des Schreibhebels spielen. Die Latenzzeit des Muskelelements ist jedenfalls kleiner als 0,01 sek., und da die Gesammtlatenz sich durch geeignete Vorrichtungen bis auf 0,004 sek. verkürzen lässt, auch kleiner als dieser Betrag (Gad, Tigerstedt). Die genaueste Bestimmung (auf photographischem Wege mittels der Verdickung) ergab 0,003 sek. (Sanderson), resp. 0,0048 sek. (Bernstein).

Bei indirekter Reizung ist die Latenzzeit um etwa 0,003 sek. länger als sie sich aus der Latenzzeit bei direkter Reizung und der Nervenleitungszeit berechnet; diese Zeit würde demnach auf Vorgänge im Nervenendorgan zu beziehen sein (Bernstein).

Die Dauer der ganzen Zuckung (beim Frosche etwa $^1/_{10}$ bis $^1/_6$ sek.) variirt besonders nach der Art des Muskels. In jedem Thiere finden sich schneller und langsamer zuckende Muskeln, z. B. zuckt beim Frosche der Gastrocnemius viel schneller als der Hyoglossus. Beim Kaninchen und anderen Thieren zeichnen sich die langsam zuckenden Muskeln durch rothe Farbe aus, die schnell zuckenden sind weiss (Ranvier). Sogar im gleichen Muskel können schnell und langsam zuckende Fasern vereinigt sein (Grützner). Von Säugethieren hat besonders die Fledermaus sehr langsame (rothe) Muskeln (Rollett). Die Muskeln der Schildkröte zucken sämmtlich sehr langsam, noch langsamer der Herzmuskel (Marey); letzterer bildet den Uebergang zu der ungemein langsamen Kontraktion der glatten Muskeln (s. unten). Das andere Extrem bilden die Insektenmuskeln, deren hohe Summtöne von äusserst schnellen Flügelschlägen herrühren; doch kommen auch hier, z. B. bei Hydrophilus, langsam zuckende Muskeln vor (Rollett).

Kälte, Ermüdung, gewisse Gifte etc. verzögern den Ablauf der Zuckung (Valentin, Klünder, Funke) und vermindern die Grösse derselben (Volkmann).

d. Die Superposition von Zuckungen.

Folgen zwei Reize so schnell aufeinander, dass die vom ersten ausgelöste Zuckung beim Eintreten des zweiten Reizes noch nicht das

Maximum der Verkürzung erreicht, wohl aber das Stadium der latenten Reizung überschritten hat, so setzen sich die Erfolge beider derartig aufeinander, dass eine stärkere Zuckung resultirt. Die Wirkung des zweiten Reizes erfolgt nämlich so, als ob die verkürzte Form, welche der Muskel bei ihrem Eintritt bereits erreicht hat, seine natürliche wäre (Helmholtz); wie sich leicht ergiebt, kann das Maximum der Verkürzung unter den günstigsten Umständen sich hierbei verdoppeln, nämlich wenn der Zeitunterschied der beiden Reizungen gleich der Dauer der einfachen Zuckung bis zu ihrem Maximum ist. Da diese Zeit etwa $^1/_{20}$ Sek. beträgt, so ist eine rhythmische Reizung von etwa 20 Reizen p. Sek. in Bezug auf den Effekt die günstigste (Sewall u. A.; vgl. auch sub e).

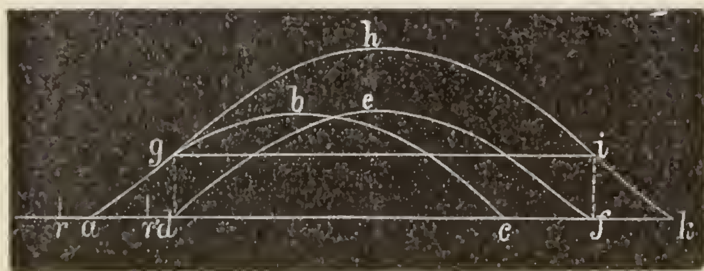


Fig. 36.

In Fig. 36 stellen *abc* und *def* die Kurven in Folge der Reize *r* und *r'* dar, und *aghik* die dem Gesetze entsprechende Superpositionskurve. Nach neueren Angaben (v. Kries) hat die superponirte Zuckung ein kürzeres aufsteigendes Stadium, als wenn sie für sich allein erfolgte; ferner soll das Gesetz der Superposition verwickelter sein, als von Helmholtz angegeben (v. Frey). Bei einer anscheinend der natürlichen Erregung näher kommenden Reizungsart, nämlich mit gradlinigen Stromesschwankungen (vgl. Kap. X.), beobachtet man keine Superposition der Zuckungen (v. Fleischl).

e. Die anhaltende Kontraktion.

Trifft eine Reihe von Reizen in kurzen Intervallen den Muskel, so hat derselbe zwischen je zweien nicht Zeit, sich wieder auszudehnen, und behält seine verkürzte Gestalt während der Reizungsreihe bei; diesen Zustand, bei welchem zugleich eine Verstärkung der Kontraktion durch Superposition stattfindet (s. oben), nennt man Tetanus. Die niedrigste zum Tetanus erforderliche Reizfrequenz ist begreiflicher Weise um so geringer, je länger die einzelne Zuckung dauert, also (vgl. oben) besonders gering bei abgekühlten, ermüdeten, rothen, und bei Schildkrötenmuskeln; der Herzmuskel ist zum Tetanus unfähig (vgl. p. 91).

Zum Tetanisiren eines Muskels eignen sich am besten oft wiederholte elektrische Reize, z. B. durch fortwährendes Oeffnen und Schliessen eines elektrischen Stromes. Näheres in der Nervenphysiologie. Zum Studium derjenigen Eigenschaften des thätigen Muskels, zu deren gehöriger Entwickelung eine einzelne Zuckung zu flüchtig ist, z. B. der chemischen Veränderung bei der Thätigkeit, der Wärmebildung, der negativen Stromesschwankung am Multiplikator, dessen träge Nadel einem

einzigen flüchtigen Impulse nicht folgt, ist es am zweckmässigsten, den Muskel zu tetanisiren.

Bei sehr schneller Aufeinanderfolge der Reize entsteht, wenn dieselben nur mässig stark sind, kein Tetanus (Harless, Heidenhain), sondern nur der Anfang der Reizung bewirkt eine Zuckung (Anfangszuckung, Bernstein); Verstärkung der Reize macht Tetanus. Die Reizfrequenz, von welcher ab die Erscheinung eintritt, wird jedoch äusserst verschieden angegeben (200 bis 5000 für Froschmuskeln). Genauere Untersuchung lehrt, dass die Anfangszuckung ein kurzer Tetanus ist, welchen die ersten Reize der Reihe bewirken; zuweilen treten diese kurzen Tetani rhythmisch während der Reizung auf (Bernstein & Schönlein). Bei Reizung vom Nerven aus ist die Erscheinung der Anfangszuckung von der Temperatur des Nerven abhängig; je höher dieselbe ist, um so grössere Reizfrequenz kann noch Tetanus machen (J. v. Kries).

Die Vermuthung, dass auch die natürlichen anhaltenden Muskelkontraktionen, welche viel gewöhnlicher sind als wirkliche Zuckungen, tetanischer Natur sind, d. h. durch eine Reihe schnell aufeinander folgender Reize hervorgebracht werden (Ed. Weber), bestätigt sich durch folgende Erscheinungen.

An einem nicht zu kleinen, in Tetanus versetzten Muskel (z. B. beim Menschen) hört man mit dem aufgelegten Ohr oder Stethoskop ein schwaches Geräusch, in welchem ein deutlicher Ton vorherrscht, das Muskelgeräusch oder den Muskelton (Wollaston). Am besten hört man es Nachts bei verschlossenem Ohr, wenn man die Kaumuskeln kontrahirt. Die Schwingungszahl dieses Tones ist bei Anwendung tetanisirender Induktionsströme gleich der Zahl der Reizungen in der Sekunde. Das ergiebt sich, wenn man seinen eigenen Masseter elektrisch tetanisirt, mittels eines selbstthätigen Induktionsapparats, der in einem entfernten Zimmer steht; der Ton ist dann jedesmal gleich dem Ton der Feder des Apparats (Helmholtz). Da nun willkürlich tetanisirte Muskeln regelmässig einen bestimmten Ton 19,5—20 Schwingungen in der Sekunde geben, so müsste die Zahl der von den motorischen Centralorganen ausgehenden Reizungen bei willkürlichem Tetanus etwa 20 in der Sekunde sein (Helmholtz). Sehr bemerkenswerth ist, dass diese natürliche Reizfrequenz zugleich in Bezug auf Superposition nahezu die günstigste wäre (p. 272).

Die selbstständige Schwingungszahl eines von den Centralorganen aus tetanisirten Muskels wurde zum ersten Male bemerkt an dem tiefen Geräusch, in welches

ein durch elektrische Reizung des Rückenmarks tetanisirtes Thier geräth (du Bois-Reymond); die Tonhöhe ist hier unabhängig von dem Ton der Feder des Apparats. Andere finden dagegen, dass auch bei centraler Tetanisirung der Muskelton dem Reize isarithmetisch ist (v. Limbeck, Haycraft). An Froschmuskeln gelingt es, das Muskelgeräusch zu hören, wenn man sie belastet am Ende eines im Ohr steckenden Stabes aufhängt und tetanisirt. Sichtbar werden die Schwingungen, sobald man sie durch Resonanz auf eine Feder oder einen Papierstreifen von gleicher Schwingungszahl überträgt (Helmholtz). Merkwürdigerweise zeigt auch bei chemischer Reizung des Nerven der Muskel denselben tiefen Ton wie bei centraler Reizung (Bernstein); wofür noch keine genügende Erklärung existirt.

Die Höhe des Muskeltons wurde früher (Natanson, Haughton, Helmholtz) zu 36—40 Schwingungen angegeben; nachdem es aber gelungen ist, die Schwingungszahl objektiv (s. unten) zu bestimmen, hat sie sich zu 19,5 p. sec. ergeben, so dass also der hörbare Ton der erste Oberton des eigentlichen Grundtons im Muskelgeräusch ist (Helmholtz). Ja es wäre, im Hinblick auf die Ergebnisse graphischer Versuche (s. unten) denkbar, dass die Oscillation noch eine Oktave tiefer liegt, der hörbare Ton also der dritte Oberton ist.

Da der natürliche Muskelton mit dem Eigenton des Ohres übereinstimmt (Helmholtz), so sind alle auf ihn gestützten Folgerungen ziemlich unsicher. Ferner werden die angeführten Schlüsse auch dadurch unsicher, dass nach mehreren Beobachtern auch einzelne Zuckungen einen Muskelton geben (Yeo, M'William, Bernstein). Bei sehr frequenter indirekter Reizung geben die Muskeln einen weit tieferen Ton als die Reizzahl (Wedensky).

Willkürlich anhaltend kontrahirte Muskeln verzeichnen am Dicken-Myographion häufig keine gerade Linie, sondern lassen eine Periodik erkennen; auf die Sekunde fallen beim Kaninchen 20 (Kronecker & Hall), beim Menschen etwa 8—12 Oscillationen (Tunstall & Canney, v. Kries u. A.). Die wahre natürliche Reizfrequenz scheint also niedriger zu sein, als der Muskelton ergiebt. Da man übrigens 11 willkürliche Zuckungen ohne Verschmelzung p. sek. machen kann, so müsste entweder eine besondere Art von Innervation die Verschmelzung hindern (v. Kries), oder bei beiden Bewegungsarten verschiedene Fasergattungen (p. 271) betheiligt sein.

Eine andere Art, über die Reizzahl bei natürlicher Muskelkontraktion Aufschluss zu erhalten, kann auf die Beobachtung der Aktionsströme (s. unten bei den galvanischen Erscheinungen), mit dem Telephon (Hermann) oder dem Kapillar-Elektrometer, begründet werden. Auf ersterem Wege bestätigt sich, dass jedem Einzelreiz eine Erregungsperiode im Muskel entspricht (Bernstein, Wedensky), mit letzterem konnte beim natürlichen Tetanus des Frosches (durch Willen, Strychnin) die Reizfrequenz zu etwa 8 p. sek. bestimmt werden (Lovén). Bei Reizung mit gradlinigen Stromschwankungen (vgl. p. 272) genügen für den Froschgastrocnemius ebenfalls weniger als 10 Reize p. sek. zum Tetanus (v. Fleischl). Eine Ermittelung der natürlichen Reizfrequenz für den Menschen mittels der Aktionsströme liegt bisher nicht vor.

Andere Arten anhaltender Kontraktion kommen durch abnorme Verlängerung der Zuckung zu Stande; hier kann auf p. 270f. verwiesen werden.

f. Die Fortpflanzung der Verkürzung längs der Fasern.

Wird nur eine beschränkte Stelle eines Muskels gereizt, so zuckt doch der Muskel in ganzer Länge, jedoch verkürzen sich nur die vom Reize getroffenen Fasern. Niemals geht die Kontraktion von einer Faser auf die andere über. Dies gilt auch für der Länge nach an einander gereihte Fasern; nie überschreitet die Zuckung eine Inscriptio tendinea (Hermann, Kühne).

Der Ablauf der Verkürzung von der Reizstelle über die Faserlänge erfordert Zeit (Aeby); sie pflanzt sich in Form einer schnell ablaufenden Welle über die Faser fort, und zwar nach beiden Richtungen. Die Geschwindigkeit dieser Fortpflanzung beträgt für Froschmuskeln etwa 3 m (Bernstein, Hermann), für das Kaninchen 4—5 m (Bernstein & Steiner), dagegen für den Herzmuskel und für glatte Muskeln nur 10—50 mm p. sec. (Engelmann, Marchand). Von der Reizstärke ist die Geschwindigkeit unabhängig (Engelmann). Sie sinkt durch Abkühlung, und namentlich durch Ermüdung und Absterben, und durch die gleichen Umstände wird die Fortleitung auch immer unvollkommener, die Welle langt an entfernteren Punkten schwächer an (Bernstein). Dies Dekrement zeigt sich auch an ganz frischen ausgeschnittenen Muskeln, dagegen nicht am absolut normalen Muskel im lebenden Körper; hier ist auch die Fortpflanzungsgeschwindigkeit viel grösser, am lebenden Menschen etwa 10—13 m (Hermann, Matthias), die obigen Werthe sind also sämmtlich zu klein (früher wurden sie noch viel kleiner angegeben). — Bei schon weit vorgeschrittenem Absterben bleibt die Kontraktion auf die Reizstelle beschränkt und bleibt hier zugleich sehr lange bestehen; diese lokale Verdickung, welche beim Ueberfahren mit einem stumpfen Instrument über einen Muskel den Gang des Instrumentes durch einen langsam vergehenden Wulst ausprägt, wird idiomuskulärer Wulst genannt (Schiff); zuweilen zuckt dabei der Muskel noch, wenn auch schwach, in ganzer Länge. Die Vollkommenheit und die Geschwindigkeit der Fortleitung des Kontraktionsvorganges scheint also in inniger Beziehung zu stehen zu der Schnelligkeit seines lokalen Ablaufes.

Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Kontraktion misst man (Aeby), indem man zwei von der Reizstelle verschieden entfernte Muskelstellen gleichzeitig ihre Verdickung aufschreiben lässt und die Differenz der Latenzzeiten aufsucht.

Vergleicht man dagegen die Latenzzeiten der gleichen Muskelstelle bei naher und entfernter Reizung, sei es graphisch, sei es mit der POUILLET'schen Methode (p. 269), so erhält man die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung, die wahrscheinlich mit jener identisch ist (HERMANN). Zu letzterer Messung lassen sich auch die galvanischen Vorgänge verwenden (s. unten sub 7b), und so sind obige Werthe für den lebenden Menschen gewonnen. — Als irreziproke Leitung (ENGELMANN) bezeichnet man die zuweilen an absterbenden Muskeln auftretende Erscheinung, dass nur noch von einem Ende her die Erregung sich bis zum anderen fortpflanzt; wird das eine Ende erwärmt, das andere abgekühlt, so geht die Erregung nur noch vom ersteren auf das letztere über, nicht umgekehrt.

Bei mechanischer Reizung von Froschmuskeln durch Aufsetzen einer Nadelspitze sieht man zuweilen ein langsames wellenförmiges Rieseln nach beiden Seiten über die getroffenen Fasern ablaufen, welches noch nicht aufgeklärt ist (HERMANN).

g. Die Kraft, Verkürzungsgrösse und Arbeit des Muskels (bei maximaler Erregung).

1) Die Verkürzungskraft.

Die absolute Kraft misst man durch dasjenige Gewicht, welches, gleichzeitig mit der Reizung am Muskel angebracht, die Verkürzung gerade zu verhindern ausreicht, also der Verkürzungskraft das Gleichgewicht hält (ED. WEBER). Zur Messung führt von selber, wie p. 269 erwähnt, die Ueberlastungsmethode. Das gleiche Gewicht ist aber, wie man leicht findet, zugleich dasjenige, welches den kontrahirten Muskel auf seine Ruhelänge zu dehnen vermag. Auch mit Federdynamometern kann man die Kraft ermitteln, muss aber dann durch einen Hebel dafür sorgen, dass der Muskel schon mit verschwindend kleiner Verkürzung die Feder genügend spannen kann (FICK). Die Kraft ergiebt sich für die gleiche Muskelgattung, wie leicht begreiflich, der Faserzahl proportional, d. h. bei parallelfaserigen Muskeln dem Querschnitt, bei schräggefaserten dem „physiologischen“ Querschnitt, d. h. einem Schnitte senkrecht zur Faserung; solche Muskeln (wie der Gastrocnemius) sind also im Verhältniss zu ihrer Dicke besonders kräftig. Vergleicht man die Kraft pro Querschnittseinheit, so zeigen sich die Muskeln der Warmblüter kräftiger als die der Kaltblüter, lebende und frische Muskeln kräftiger als absterbende und ermüdete.

Beim Tetanisiren ist die Verkürzungskraft grösser als bei Einzelzuckungen (HERMANN). Sie nimmt zwischen 10 und 50 Reizen p. sek. mit der Reizfrequenz zu, und bleibt dann bis zu 300 Reizen auf ihrer Höhe, d. h. etwa doppelt so gross wie bei der Zuckung (BERNSTEIN). Für tetanisirte ausgeschnittene Froschmuskeln beträgt die Kraft pro Qu.-cm bis 3 Kilo (ROSENTHAL), für willkürlich tetanisirte Muskeln des lebenden Menschen pro Qu.-cm bis 10 Kilo (HENKE & KNORZ, KOSTER u. A.).

Am Menschen geschieht die Kraftmessung nach folgendem Verfahren (Weber): Beim Erheben auf die Zehen oder richtiger die Metatarsusköpfchen (Näheres Kap. VIII) ziehen die Wadenmuskeln am Tuber calcanei, d. h. an einem einarmigen Hebel, dessen Drehpunkt in der Berührungsstelle zwischen Cap. metatarsi und Fussboden liegt; die für die Spannung der Wadenmuskeln massgebende Komponente der Schwerkraft wirkt auf das Fussgelenk, der Hebelarm des Körpergewichts ist also der Abstand zwischen Fussgelenk und Capitula; der Hebelarm der Muskeln ist zwar der oben angegebene; da aber der obere Insertionspunkt der Muskeln sich um ebensoviel hebt, wie das Fussgelenk, so ist als Hebelarm nur der Abstand zwischen Tuber und Fussgelenk zu rechnen (Henke). Beschwert man nun den Körper so stark mit Gewichten, bis die Fersen nicht mehr abgelöst werden können, so stellt das Moment der nunmehrigen Last (Körper + Gewichte), dividirt durch die eben angegebene Länge die absolute Kraft dar, welche nur noch auf die Querschnittseinheit zu reduziren ist. Den physiologischen Querschnitt eines Muskels findet man, indem man sein Volum (= absol. Gewicht dividirt durch spez. Gewicht) durch die mittlere Faserlänge dividirt. — Versuche im Sitzen mit Ablösung der Ferse bei belastetem Knie ergaben nur 6,24 Kilo (Hermann & Siebert).

Auch Wirbellose zeigen zum Theil grosse Muskelkraft, die Kraft des Schliessmuskels einiger Muscheln geht bis 15 Kilo, während die des Scheerenschliessers von Krebsen nur bis 1,3 (Plateau), oder 2,6 Kilo (Camerano) geht.

Die Dimensionen der Muskeln zeigen sich überall aufs Genaueste ihrer Funktion angepasst, d. h. langfasrige Muskeln finden sich, wo es auf ausgiebige Verkürzung ankommt, grosser physiologischer Querschnitt, wo Kraft erforderlich ist. Wechseln durch pathologische Umstände (Gelenksteifigkeit etc.) die Bedingungen, so passen sich auch die Muskeldimensionen von Neuem an (Roux, Strasser, Marey).

Während der Verkürzung selbst wird die Kraft des Muskels immer geringer, d. h. es genügen immer kleinere Gewichte, um die weitere Verkürzung zu verhindern; man braucht hierzu nur das obere Ende des Muskels soweit zu senken, dass er erst um ein Bestimmtes sich verkürzen muss, um an die kraftmessende Ueberlastung anzugreifen (Schwann).

2) Die Verkürzungsgrösse.

Der Betrag der Verkürzung ist bei sonst gleichen, unbelasteten Muskeln lediglich der Faserlänge proportional; schräggefaserte Muskeln (wie der Gastrocnemius) haben also im Vergleich zu ihrer Gesammtlänge einen kurzen Hub, dabei aber einen um so kräftigeren (s. oben). Die maximale Verkürzung im Tetanus beträgt je nach der Muskelgattung 65—85 pCt. der Faserlänge (Ed. Weber).

Bei belasteten Muskeln ist die Verkürzung ausserdem von der Belastung abhängig; sie nimmt mit zunehmender Last bis Null ab. Das Gesetz der Annahme kann für den Fall, dass die Verkürzung nicht mit Schleudern verbunden ist (s. unten), also z. B. für die tetanischen Zughöhen, aus folgender Betrachtung (Ed. Weber, Hermann)

entnommen werden. Der unbelastete Muskel AB (Fig. 37) geht durch die Reizung in eine neue, kürzere und dickere natürliche Form Ab über. Verkürzt sich aber der Muskel mit einer Belastung p, so ist die Ausgangslänge diejenige, welche der ruhende Muskel AB durch diese Last p erhalten hat, und die erreichte Länge diejenige, welche der thätige Muskel Ab durch die gleiche Last erhält. Die Zughöhe ist also gleich der Längendifferenz der Formen AB und Ab, beide durch die Last p gedehnt. Wäre demnach BC die Dehnungskurve der Ruheform, bc diejenige der thätigen Form, so wären die Vertikalabstände beider Kurven die Zughöhen, z. B. $B_1 b_1$ die Zughöhe bei der Belastung Bd_1, $B_3 b_3$ die Zughöhe bei der Belastung Bd_3. Man sieht auch leicht, dass die Abscisse Bd_2, bei welcher der belastete thätige Muskel so lang ist wie der unbelastete ruhende, die absolute Kraft darstellt (vgl. p. 276).

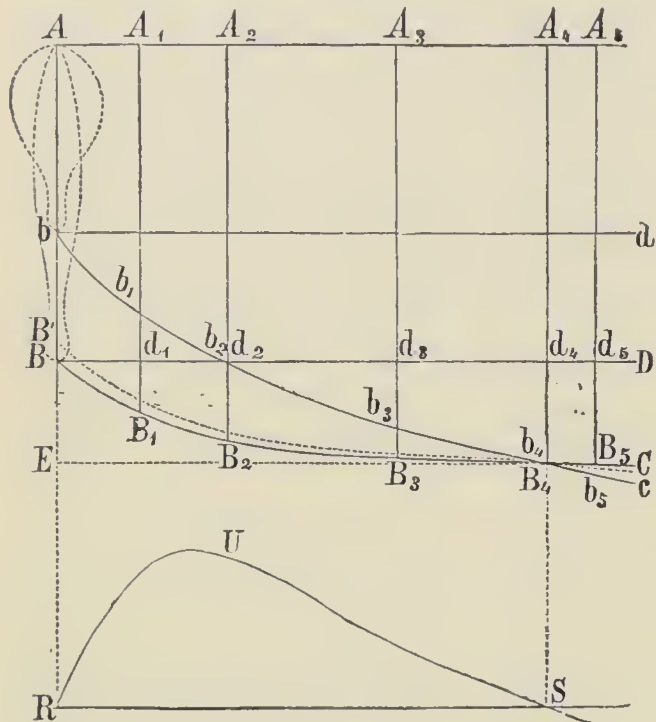


Fig. 37.

Die Abnahme der Zughöhen mit zunehmenden Lasten erfordert nach dieser Theorie, dass die Dehnungskurve bc steiler abfällt als die Dehnungskurve BC, so dass beide einander immer näher kommen; hierzu muss die Dehnbarkeit des thätigen Muskels grösser sein als die des ruhenden, was in der That der Fall ist (Ed. Weber). Wo beide Kurven sich schneiden (Last Bd_4) würde die Zughöhe Null, und darüber hinaus negativ; indessen wird von Anderen ein asymptotisches Anschliessen beider Kurven angenommen, so dass keine Verlängerung durch Reize stattfinden kann (A. Fick).

Die Schwann'schen Versuche (p. 277) messen gleichsam die absolute Kraft des Muskels in den verschiedenen Stadien seiner Verkürzung, also bei den Längen zwischen AB und Ab (Fig. 37); da nun die für die Länge $A_1 b_1$ gefundene Kraft dem Gewichte gleich ist, welches den thätigen Muskel Ab auf die Länge $A_1 b_1$ dehnt, so entspricht sie der Abscisse Bd_1. Man hat also in den Schwann'schen Versuchen ein Mittel, die Dehnungskurve des thätigen Muskels, wenigstens das Stück bb_2 derselben, zu ermitteln (Hermann).

Da der Muskel elastisch ist, und daher bei der Zuckung zuerst sich selber etwas dehnt, ehe er die Last bewegt (vgl. auch p. 265, 271),

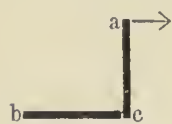
nachher aber die aufgespeicherte Kraft ausgiebt, so hat der Zuckungshub etwas Schnellendes, und die Wurfhöhen sind daher grösser als die aus obigem Schema hervorgehenden Zughöhen.

Das Schnellen wird vermehrt, wenn man zwischen Muskel und Gewicht ein elastisches Band einschaltet (Hermann), oder den Hebel durch äquilibrirte Schwungmassen besonders träge macht, oder ihn im Anfang der Zuckung durch einen Elektromagneten festhält (Fick), vermindert dagegen durch sehr leichte Hebel und Anwendung von Spannfedern statt der Gewichte (Marey, Fick). Die gleichen Umstände vermehren und vermindern auch die Nachschwingungen des Hebels (vgl. p. 270). Die noch wenig geklärten Angaben über den Einfluss von Eingriffen auf den Muskel mitten im Verlaufe der isotonischen oder isometrischen Zuckung können hier nicht berücksichtigt werden.

3) Die Arbeitsleistung.

Die *nutzbare Arbeit* des Muskels ist das Produkt aus der Verkürzungshöhe h mit dem gehobenen Gewicht P. Zur Berechnung der Gesammtarbeit ist noch das eigene Gewicht p des Muskels zu berücksichtigen, welches mit der mittleren Hebung der einzelnen Schichten, d. h. $^1/_2\, h$ zu multipliziren ist; die Arbeit ist also $(P + {}^1/_2 p)h$. Die nutzbare Arbeit bei verschiedenen Belastungen übersicht man, wenn man in Fig. 37 aus den Linien Bd_1 und B_1b_1, Bd_2 und B_2b_2 etc. (d. h. Last und Hubhöhe) Rechtecke bildet; die Grösse derselben nimmt von Null bis zu einem Maximum zu, und dann wieder ab, sie verhalten sich wie die Ordinaten der Kurve RUS. Eine mittlere Belastung ist also für die Ausnutzung des Muskels am günstigsten.

Ein noch grösserer Nutzeffekt wird, wie eine theoretische Betrachtung lehrt, dann erreicht, wenn die Last oder ihr Moment während des Hubes selbst abnimmt, z. B. wenn sie am Ende b des bei c drehbaren Winkelhebels acb hängt und bei a der Muskel zieht. Der so erreichte maximale Nutzeffekt beträgt für 1 g Froschmuskel nahezu 1 g-m (Fick). Modifizirend wirkt ausserdem auf den Betrag der Arbeit die initiale Festhaltung (s. oben), ferner die Vergrösserung des Trägheitsmoments des Hebels durch äquilibrirte „Schwungmassen“, jedoch kann auf die betr. Resultate hier nicht eingegangen werden.



Während des Tetanus wird kein Gewicht gehoben, also keine nutzbare, sondern nur innere Arbeit geleistet (vgl. unten sub 6).

4. Die Erregung des Muskels.

a. Die direkte und indirekte Erregbarkeit.

Die natürliche Erregung (Reizung) des Muskels geschieht stets durch Erregung seines Nerven, und zwar von den Centralorganen aus, durch Willen, Reflex u. s. w. Künstlich lässt sich aber der Muskel nicht blos durch künstliche Erregung seines Nerven (indirekt), sondern

auch durch unmittelbare Einwirkung von Reizen (direkt) zur Kontraktion bringen.

Da der Muskel von der Ausbreitung seines Nerven durchzogen ist, wurde früher die Einwirkung direkter Reize auf Erregung der intramuskulären Nerven bezogen, und die direkte Erregbarkeit des Muskels in Abrede gestellt, ohne dass hierzu ein positiver Grund vorlag. Unmittelbar wird jedoch die direkte Erregbarkeit durch folgende Umstände bewiesen: 1. Die niederen kontraktilen Gebilde besitzen überhaupt keine Nerven. 2. Die Endstücke mancher Muskeln, z. B. des Frosch-Sartorius, sind nervenfrei und doch erregbar (Kühne). 3. Beim Ueberstreichen eines absterbenden Muskels mit einem stumpfen Instrument folgt die wulstförmige idiomuskuläre Kontraktion (p. 275) durchaus dem Gange des Instrumentes und nicht der Ausbreitung der getroffenen Nervenfasern. 4. Muskeln, welche durch Durchschneidung und Degeneration ihrer Nerven (vgl. die Nervenphysiologie) oder durch Vergiftung mit Kurare, welches die intramuskulären Nervenendigungen in erster Linie lähmt (Bernard, Kölliker), entnervt sind, sind trotzdem noch direkt erregbar.

b. Die direkt erregenden und erregbarkeitsändernden Einwirkungen.

1) Elektrische Einwirkungen.

Der galvanische Strom hat zunächst eine Einwirkung auf die Erregbarkeit des Muskels. In einer vom Strome durchflossenen Strecke herrscht erhöhte Erregbarkeit in der Gegend der Kathode und herabgesetzte in der Gegend der Anode (v. Bezold). Diese sog. elektrotonischen Veränderungen sind beträchtlicher am Nerven entwickelt, und werden in der Nervenphysiologie näher erörtert.

Ein den Muskel durchfliessender galvanischer Strom bewirkt im Allgemeinen während des Geschlossenseins keine Verkürzung, wohl aber bei seiner Schliessung und Oeffnung (Schliessungszuckung und Oeffnungszuckung).

Das zuerst am Nerven gefundene Gesetz, dass die Schliessungserregung von der Kathode, die Oeffnungserregung von der Anode ausgeht (Pflüger), gilt auch für den Muskel (v. Bezold, Engelmann, Hering). Am einfachsten ist dies an einem dem Absterben nahen Muskel zu sehen, welcher die Kontraktion nicht fortleitet, sondern nur an der Reizstelle selber einen stehen bleibenden Wulst zeigt (p. 275). Ein solcher Muskel zeigt bei der Schliessung an der Kathode, bei der Oeffnung an der Anode einen Wulst (Vulpian, Schiff). Diese Wulstbildungen („Dauerkontraktionen“) treten auch an normalen Mus-

keln bei starken Strömen auf (Biedermann), und täuschen eine geringe dauernde Verkürzung während der ganzen Schlusszeit vor (Wundt). An normalen Muskeln lässt sich das angeführte Zuckungsgesetz erweisen, indem man den Muskel in der Mitte bei *M* ohne ihn zu quetschen befestigt und mit beiden Enden auf Schreibhebel (*H* und *H'*) wirken lässt (Fig. 38); leitet man bei *A* und *K* einen Strom zu, so beginnt bei der Schliessung der Hebel *H* seine Zuckungskurve früher als *H'*, bei der Oeffnung umgekehrt *H'* früher als *H* (v. Bezold, Hering). Vgl. ausserdem das Verhalten glatter Muskeln sub II.

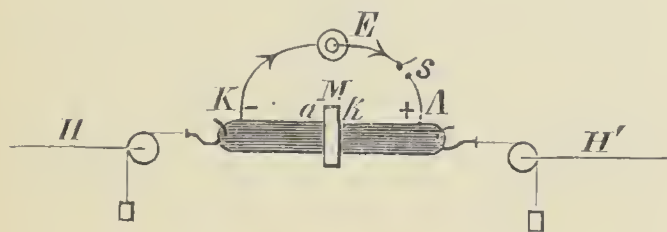


Fig. 38.

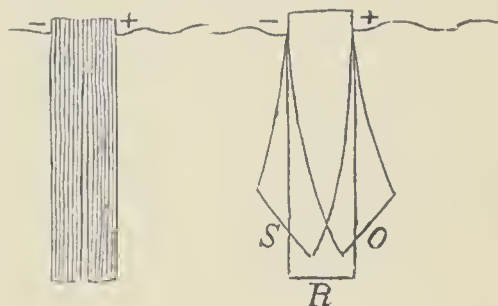


Fig. 39. *Fig. 40.*

Würde man den Muskel bei *M* zerquetschen, so hätte man gleichsam zwei Muskeln, und der Strom würde für die rechte Hälfte bei *a* eine Anode, für die linke bei *k* eine Kathode bilden, und somit kein Unterschied in den Zuckungszeiten mehr auftreten (vgl. jedoch p. 282). Jede Faser und jeder künstlich hergestellte Faserabschnitt bildet ein Individuum, das seine besondere Anode und Kathode hat. Durch Berücksichtigung dieses Umstandes sowie der Ausbreitungsweise und der Dichte des Stromes erklärt sich auch das Verhalten des Muskels bei querer Durchströmung, welches zugleich einen weiteren Beweis für das Zuckungsgesetz bildet. Legt man die Elektroden an die scharfen Kanten eines platten, beinkleiderförmig gespaltenen Muskels (Fig. 39), so zuckt, bei mässigen Strömen, bei der Schliessung nur die Seite der Kathode, bei der Oeffnung nur die der Anode; ist der Muskel ungespalten (Fig. 40), so krümmt er sich bei der Schliessung (*S*) nach der Seite der Kathode, bei der Oeffnung (*O*) nach der der Anode (Engelmann). Die Erklärung dieses Verhaltens aus den obigen Umständen kann dem Nachdenken des Lesers überlassen werden.

Das Zuckungsgesetz gilt nur unter der Voraussetzung, dass der Strom durch lebende Muskel- resp. Faserabschnitte ein-, und durch ebensolche austritt. Durchschneidet man einen Muskel und legt die eine Elektrode an den künstlichen Querschnitt, also an getödtete Faserenden an, so versagt die Schliessungs- oder die Oeffnungszuckung, je nachdem die Querschnittselektrode die Kathode oder die Anode ist; oder mit anderen Worten; admortuale Ströme*) machen nur Oeffnungs-

*) Die hier und im Folgenden vorkommenden Ausdrücke admortual, abmortual, atterminal, abterminal (Hermann) bezeichnen die Stromrichtung im Organ, nicht im übrigen Leitungsbogen: also hier einen Strom, welcher im Muskel vom lebenden zum todten Theil, resp. umgekehrt, ferner zum Faserende, zur Nerveneintrittsstelle hin gerichtet ist.

zuckung, abmortuale nur Schliessungszuckung (BIEDERMANN, ENGELMANN & VAN LOON). Wie künstliche Querschnitte verhalten sich durch Quetschung, Hitze etc. abgetödtete Muskelabschnitte; wirkt also die Klemme *M* in Fig. 38 zerquetschend, so tritt Schliessungszuckung nur in der linken, Oeffnungszuckung nur in der rechten Muskelhälfte auf. Auch ein idiomuskulärer Wulst (p. 275) wirkt wie ein abgetödteter Abschnitt (BIEDERMANN, HERMANN). Der Grund dieses „polaren Versagens“ kann erst bei der analogen Erscheinung am Nerven (Kap. X.) erörtert werden, ebenso die Theorie des Zuckungsgesetzes überhaupt.

Sehr kurzdauernde Ströme wirken nur durch ihre Schliessung, Induktionsströme wie Schliessung eines gleichgerichteten Stromes, und der durch Kurare entnervte sowie der ermüdete, degenerirende oder absterbende Muskel ist für kurze Ströme überhaupt verhältnissmässig weniger erregbar (v. BEZOLD, E. NEUMANN, BRÜCKE).

Trägere (rothe) Muskeln und trägere Muskelfasern (p. 271) reagiren besonders schlecht auf die flüchtigen Reize, so dass hier z. B. der Schliessungs-Induktionsstrom wegen seines weniger steilen Ablaufs (Kap. X.) wirksamer sein kann, als der sonst stärker erregende Oeffnungs-Induktionsstrom (GRÜTZNER & SCHOTT).

Je mehr die Durchströmungsrichtung von der Faserrichtung abweicht, um so schwächer wird die erregende Wirkung des Stromes, und streng transversale Ströme haben überhaupt keinen erregenden Effekt (HERMANN & GIUFFRÉ, BERNSTEIN & LEICHER).

Galvanisches Wogen. Bei sehr starken Strömen sieht man im Muskel ein starkes Wogen der Substanz in der Richtung des Stromes (KÜHNE), welches durch Wärme verstärkt wird (HERMANN). Starke Spannung und starke Entspannung des Muskels verhindert das Wogen (JENDRASSIK). Die Ursache liegt wahrscheinlich darin, dass an jeder Faserkrümmung eine Anode und eine Kathode entsteht; der an letzterer auftretende Kontraktionswulst bildet an seiner der Kathode zugewandten Oberfläche neue Kathodenstellen, und so Vorrücken der Wülste (HERMANN). — Ferner sei hier erwähnt, dass unter gewissen Umständen, welche noch näherer Aufklärung bedürfen, während des Geschlossenseins konstanter Ströme eine Reihe rhythmischer Zuckungen auftritt (BIEDERMANN).

Galvanischer Inhaltsaustritt. In Wasser versenkte Muskelfasern zeigen bei starker Durchströmung des letzteren an dem der Anode zugekehrten Querschnitt einen Austritt des Faserinhalts (HERMANN). Nebenher zeigt sich innere galvanische Wasserfortführung zur Kathode, wie in anderen porösen Leitern.

2) Thermische Einwirkungen.

Der Muskel des Kaltblüters ist zwischen 0 und 40° erregbar; bis zu einer gewissen Grenze steigt die Leistungsfähigkeit (d. h. Erregbarkeit, Zuckungshöhe und Leitungsgeschwindigkeit) mit der Temperatur, der Muskel wird aber zugleich um so erschöpfbarer; die Lage des Maximums wird verschieden angegeben (30—35° MAREY, 33—39°

Edwards, 30⁰ Gad & Heymans). Ueber demselben sinken die Leistungen und bei 40⁰ tritt Wärmestarre ein (s. unten). Ueber Wirkungen der Kälte s. p. 271 und 275. Erregend wirken die Temperaturveränderungen nicht; die beim Gefrieren oder bei plötzlicher Einführung in heisse Flüssigkeiten eintretenden Zuckungen können chemischen Ursprungs sein.

Dagegen zeigen sich geringe Verkürzungen der Muskeln durch Wärme bis 30⁰ und höher, welche theilweise beim Abkühlen zurückgehen, und von denen es, da ähnliche Erscheinungen auch für todte Muskeln, Sehnen u. dgl. beobachtet sind, noch zweifelhaft ist, ob sie als Kontraktionen oder als Aenderungen der Elastizität aufzufassen sind (Schmulewitsch, Samkowy, Gotschlich). Die Dehnbarkeit wird durch Wärme vergrössert, die elastische Nachwirkung beschleunigt (Malmström).

Die Kontraktionen der ausgeschnittenen Iris unter Einwirkung von Wärme, und auch von Licht (Brown-Séquard u. A.) rühren vielleicht von intramuskulären Nervencentren her. Die Angabe, dass quergestreifte Muskeln auf intermittirendes Licht mit isarithmetischem Tone reagiren (d'Arsonval), finde ich nicht bestätigt.

3) Mechanische Einwirkungen.

Plötzliche Dehnungen, Quetschungen, Durchschneidungen, Schläge bringen den Muskel zur Zuckung, bei heftiger Reizung zu bleibender Wulstbildung an der Reizstelle (p. 275). Mässige Dehnung erhöht die Erregbarkeit; die Leitungsgeschwindigkeit wird nicht verändert (Schenck). Starke mechanische Insulte schädigen bis zur Vernichtung.

4) Chemische Einwirkungen.

Gegen chemische Veränderungen ist der Muskel sehr empfindlich; fast alle Flüssigkeiten vernichten schnell seine Erregbarkeit, am schnellsten die Säuren. Destillirtes Wasser bewirkt Zuckungen und dann Unerregbarkeit mit starker Quellung (Wasserstarre), erstere am stärksten bei Wasserinjektion in die Blutgefässe (Ed. Weber, v. Wittich); ähnlich, aber weniger heftig wirken Kochsalzlösungen von weniger als $1/2$ pCt. (Carslaw). Die einzigen annähernd unschädlichen Flüssigkeiten sind dem Serum isotonische Salzlösungen, auch ohne Eiweissgehalt, also z. B. Kochsalzlösungen von $1/2$—1 pCt. (Kölliker), oder äquivalente Lösungen anderer Natronsalze (O. Nasse), ferner Calciumsalze (Ringer). Die meisten übrigen Flüssigkeiten und Lösungen tödten den Muskel schnell, sei es durch grobe chemische Veränderung, sei es durch unerkennbare Einwirkungen (Giftigkeit), z. B. Kalisalze.

Bei der Prüfung der erregenden Wirkungen von Flüssigkeiten ist die Anwesenheit von Muskelquerschnitten zu vermeiden (Hering; den Grund s. unten sub 7a); erregend wirken (Biedermann) alkalische

Natronsalzlösungen, Alkohol, Sublimat u. s. w., und zwar häufig in Gestalt rhythmischer Zuckungen des hineingeworfenen Muskels (vgl. p. 91 und 282); sehr geringe Mengen dieser Substanzen steigern zugleich die Erregbarkeit (Biedermann). Auch viele Gase und Dämpfe wirken chemisch reizend, die meisten zugleich tödtend (Kühne & Jani).

Vertrocknende Muskeln zeigen ein Stadium erhöhter Erregbarkeit, namentlich gegen mechanische Reize (Grünhagen, Biedermann; vgl. auch unten sub 7b. 3).

5) Einwirkung des Nerven.

Am wenigsten weiss man über die natürlichste Art der Muskelreizung, nämlich über diejenige durch den Nerven. Dieselbe beruht auf dem meist plattenförmigen Nervenendorgan, über dessen Physiologie bisher Nichts weiter bekannt ist, als dass es durch viele den Muskel treffende Schädlichkeiten, wie Kurare, den Stenson'schen Versuch (s. unten), Absterben, pathologische Zustände, leichter geschädigt wird als die Muskelsubstanz, so dass die indirekte Erregbarkeit und die Empfindlichkeit gegen Induktionsströme (p. 282) aufgehoben wird, während die direkte Erregbarkeit noch bestehen bleibt. Man vgl. auch die Bemerkung über den Zeitverlust im Endorgan, p. 271.

Neuerdings wird vielfach vermuthet, dass die Muskeln nicht nur excitirende, sondern auch hemmende Nervenfasern empfangen, d. h. solche, deren Reizung den Muskel zur Erschlaffung oder gar aktiven Verlängerung bringt. So wird die Wirkung des Vagus auf das Herz von Einigen als direkte Muskelwirkung aufgefasst (p. 97). Für den gewöhnlichen Muskel wird Aehnliches deswegen vermuthet, weil mitunter bei indirekter Reizung gewisse Reizstärken und Reizfrequenzen nicht erregend wirken, während schwächere Reize auf den Muskel wirken; ferner daraus, dass bei der Erregung durch Vertrocknen des Nerven (Kap. X.) ein Stadium existirt, in welchem der Muskel nicht mehr zuckt und auch auf direkte Reize nicht reagirt, während nach Abschneiden des Nerven letzteres wieder der Fall ist (Wedensky). Eine andere einschlägige Erscheinung s. unten (p. 286).

e. Die Beziehungen zwischen Reiz- und Erregungsgrösse.

1) Allgemeine Gesetze.

Der gleiche Reiz wirkt indirekt kräftiger als direkt (Remak, Bernard); am besten wird dies dadurch bewiesen (Rosenthal), dass man den Nerven eines Muskels A auf einen anderen, durch Kurare entnervten Muskel B legt, und nun B sammt dem Nerven von A elektrisch reizt; der Strom, welcher beide Organe in gleicher Dichte (s. Nervenphysiologie) durchfliesst, bewirkt in A schon bei viel geringerer Intensität Kontraktion als in B.

Die durch die Reize direkt oder indirekt ausgelösten Muskelarbeiten sind offenbar der Reizarbeit nicht äquivalent, sondern nur durch den Reiz ausgelöst (p. 11). Jedoch macht jeder Reiz nur einen

kleinen Bruchtheil der vorräthigen Spannkraft frei, welcher mit der Grösse des Reizes wächst und ausserdem mit dem Erregbarkeitszustande des Muskels. Die Reizerfolge lassen sich durch die Hubhöhen bei gegebener Last, oder auch durch die ausgelöste absolute Kraft messen; weniger leicht die Reize selbst, da es selbst bei dem exaktesten Reizmittel, dem Strom, nicht auf die Intensität, sondern den zeitlichen Verlauf ankommt. Die Erfolge treten überhaupt erst von einer gewissen Reizintensität ab (Schwellenwerth) auf, und wachsen anfangs schnell, dann langsamer bis zu einem gewissen Maximum (Hermann, Tigerstedt, Santesson).

Für indirekte Reizung erreicht die Zuckung bei sehr starken Reizen ein zweites Maximum (Fick); diese „übermaximalen“ Reize werden jedoch von Anderen auf Fehlerquellen (Summation zweier Reize) zurückgeführt.

Sucht man bei verschiedenen Belastungen den Schwellenwerth des Reizes, so findet man denselben bei allen gleich gross (Hermann). Diese scheinbar paradoxe Thatsache erklärt sich leicht aus der Weber'schen Theorie (Fig. 37, p. 278). Je schwächer der Reiz, um so näher rückt die Dehnungskurve bc der Kurve BC (z. B. nach $B'C$), um so unabhängiger also werden die sehr kleinen Hubhöhen von der Last; so muss auch umgekehrt für sehr kleine Hubhöhen der Minimalreiz immer unabhängiger von der Last werden.

Jeder Reiz hinterlässt eine geringe Erhöhung der Erregbarkeit, so dass bei regelmässiger Succession von Reizen die Zuckungen allmählich wachsen (Wundt u. A.), und unwirksame Reize durch Wiederholung wirksam werden können (Fick).

2) Spezifische Erregbarkeit.

Als spezifische Erregbarkeit soll hier die Erregbarkeit eines Muskels im Vergleich zu anderen bezeichnet werden. Die erste Beobachtung dieser Art bestand darin, dass bei Reizung der Extremitätennerven des Frosches die Beugemuskeln schon bei schwächeren Strömen zucken, als die Streckmuskeln (Ritter, Rollett); dasselbe Verhalten zeigen auch Warmblüter (Hermann & Völkin), ferner zeigt es sich auch bei direkter Reizung (Grützner), es liegt also eine Verschiedenheit der Muskeln selbst zu Grunde. Seitdem sind viele analoge Thatsachen bekannt geworden; jeder Muskel hat seine besondere spezifische Erregbarkeit. Im Allgemeinen sind die trägeren Muskeln (z. B. die rothen) weniger erregbar als die rascheren, besonders gegen sehr flüchtige Reize, und wenn derselbe Muskel verschiedenartige Fasern enthält, so können schwache oder flüchtige Reize eine andere Zuckungskurve bewirken, als starke oder langsame (Grützner).

Das Ritter-Rollett'sche Phänomen wird meist so erklärt, dass die schwächsten Reize nur die erregbareren Beuger ergreifen, stärkere Reize alle Muskeln, wo-

bei die Strecker als die kräftigeren den Sieg davontragen. Warum aber die Beuger erregbarer sind, ist noch nicht klar (GRÜTZNER rechnet sie zu den raschen, WEDENSKY umgekehrt zu den trägen Muskeln). Uebrigens kann bei antagonistischen Systemen das Verhalten je nach dem Zustand der Muskeln und der Reizart ganz verschieden sein, woraus sich manche Widersprüche in den Angaben erklären. Am Kehlkopf z. B. macht Vagus- oder Recurrensreizung, je nach der Reizstärke, Oeffnung oder Schliessung der Stimmritze (GRÜTZNER, HOOPER u. A.); aber diese Reihenfolge wird für gleiche Thierart verschieden angegeben, ist bei den Thierarten verschieden, und kann sich durch Absterben, Narkotisirung, Reizfrequenz u. dgl. umkehren. Beim Hunde bewirkt schwache Hypoglossusreizung Zurückziehen, starke Vorstrecken der Zunge (F. LANGE). An der Scheere des Krebses macht schwache Reizung Oeffnung, starke Schliessung (RICHET, LUCHSINGER). Erstere beruht aber nicht allein auf Kontraktion des Oeffners, sondern auch auf Erschlaffung des Schliessers, letztere umgekehrt auf Kontraktion des Schliessers und Erschlaffung des Oeffners (BIEDERMANN). Hiermit ist die Betheiligung von Hemmungsnerven wahrscheinlich gemacht (vgl. p. 284), so dass vielleicht auch das RITTER-ROLLETT'sche Phänomen nicht einfach durch Erregbarkeitsdifferenzen zu erklären ist.

Ueber die Muskeln Neugeborner s. Kap. XIV.

d. Die Ermüdung und Erholung; das Muskelgefühl.

Bei anhaltenden oder lange fortgesetzten unterbrochenen Muskelkontraktionen tritt immer stärker das Gefühl der Ermüdung ein, zuerst in blosser Schwächeempfindung, dann in unangenehmen und schmerzhaften Empfindungen der angestrengten Muskeln bestehend. Zugleich bedarf es immer grösserer Willenskraft, um die Anstrengung fortzusetzen, und es stellt sich Röthe des Gesichts, Mitbewegungen (Stirnrunzeln), Schwitzen (zuerst an dem angestrengten Gliede) ein. Die der Ermüdung zu Grunde liegende Muskelveränderung, wahrscheinlich nur eine Steigerung der durch jede Kontraktion entstehenden Veränderungen, lässt sich am ausgeschnittenen Muskel näher untersuchen, und besteht, wie grösstentheils schon in den früheren Paragraphen erwähnt ist, in Abnahme an Erregbarkeit, an absoluter Kraft, an Hubhöhe für eine gegebene Last (im Tetanus allmähliches Nachlassen der Verkürzung), an Vollkommenheit und Geschwindigkeit der Faserleitung und des lokalen und totalen Ablaufs der Verkürzung. Reizt man einen zu zwei Muskeln A und B sich verzweigenden Nerven, hält aber die Erregung vom Muskel B fern (durch konstante Durchströmung seines Nervenzweiges), so bringt der Nerv, wenn Muskel A ermüdet ist, B noch zur Kontraktion, wenn man die Reizung zu ihm hinzulässt; der Muskel ermüdet also bei indirekter Reizung früher als sein Nerv (BERNSTEIN).

Wird dem Muskel Ruhe gegönnt, so erholt er sich allmählich wieder, und zwar auch der ausgeschnittene Muskel in gewissem Grade.

Bei rhythmischer, sei es maximaler oder untermaximaler Reizung des Muskels nehmen die Hubhöhen in gerader Linie ab, und zwar hängt die Abnahme cet. par. nur von der Zahl von Zuckungen, nicht vom Intervall ab (Kronecker, Tiegel u. A.): sie ist ferner um so steiler, je grösser die gehobenen, resp. (im Tetanus) gehaltenen Lasten, hängt also von der äusseren und inneren Arbeit des Muskels ab. Ob auch unwirksame Reize zur Ermüdung beitragen, ist noch nicht entschieden; dafür spricht, dass der Tetanus um so stärker ermüdend wirkt, je schneller sich die Reize folgen, obgleich die Arbeit dadurch nicht vergrössert wird (Kronecker). Auch eine grössere Dehnbarkeit des ermüdeten Muskels wird behauptet (Donders & van Mansvelt).

Aus Versuchen am Menschen ergeben sich folgende empirischen Gesetze für den Ablauf der Ermüdung (Haughton). Hebt man ein Gewicht so oft bis die Muskeln erschöpft sind, und gelingt dies n mal, dauert ferner jeder Hub die Zeit t, so ist $n(1+\beta^2 t^2) = At$, worin β und A Konstanten sind; am grössten wird n, wenn $t = 1/\beta$ gemacht wird. Bei Tetanus ist die ausgehaltene Zeit dem Quadrat der Last umgekehrt proportional. — In vielen neueren Versuchen (Mosso u. A.) wurde ein Apparat verwendet, in welchem der befestigte Vorderarm durch Beugung des Mittelfingers ein Gewicht hebt, dessen Hubhöhe aufgezeichnet wird (Ergograph von Mosso). Die Ermüdung eines Theils der Muskulatur macht auch den Rest ermüdbarer (Maggiora). Eine noch unaufgeklärte Erscheinung ist, dass bei regelmässigen willkürlichen Kontraktionen im Verlauf der Ermüdung eine Periodik sich einstellt, so dass die Leistungen alternirend grösser und kleiner ausfallen (Lombard). Kälte befördert die Ermüdung (Patrizi). Viele Versuche über Ermüdung bei willkürlichen Anstrengungen deckten mehr psychologische als muskuläre Eigenschaften auf (Ermüdung der Willensenergie).

Bei allen Versuchsreihen über den Einfluss der Last, Reizstärke u. s. w. muss die Fehlerquelle der Ermüdung eliminirt werden, am einfachsten dadurch, dass man, wenn die Variable ihr Maximum erreicht hat, wieder in umgekehrter Reihenfolge zum Anfangswerth zurückkehrt, und aus den Resultaten zweier korrespondirender Versuche das Mittel nimmt (Ed. Weber).

Ursache der Ermüdung.

Die der Ermüdung zu Grunde liegende Muskelveränderung ist anatomisch nicht nachweisbar, also wahrscheinlich chemischer Natur. Da das wässrige Extrakt ermüdeter Muskeln die Erregbarkeit frischer Muskeln schädigt (J. Ranke), wurde angenommen, dass gewisse chemische Produkte der Muskelthätigkeit, besonders die freie Säure, vielleicht auch die Kohlensäure, die Ermüdung bewirken, und ihre Wegschaffung durch den Kreislauf die Erholung bedingt. Indessen wirkt auch die Fleischbrühe unermüdeter Muskeln (durch ihren Kaligehalt, p. 283) schädlich auf andere Muskeln, ferner findet am ausgeschnittenen Muskel ebenfalls Erholung Statt. Die zukünftige Theorie der Ermüdung hat ausser der Anhäufung von Muskelprodukten auch den Mangel an denjenigen Stoffen, welche durch die Muskelarbeit verzehrt werden, zu berücksichtigen. Wahrscheinlich ist die Ermü-

dung ein zeitweiliges Zurückbleiben der restitutiven Prozesse hinter dem funktionellen Verbrauch (Hermann).

Muskelempfindungen.

Das Ermüdungsgefühl wird den sensiblen Nerven des Muskels zugeschrieben. Auch für die Beurtheilung des Anstrengungsgrades der Muskeln sind die sensiblen Muskelnerven ohne Zweifel von grosser Wichtigkeit, obgleich auch die Sensibilität benachbarter Theile darüber mit belehren mag. Bei Lähmung der sensiblen Nerven leidet der Gebrauch der Muskeln ausserordentlich (vgl. Kap. XII.).

Die Existenz sensibler Muskelnerven wird nicht allein durch die rheumatischen Muskelschmerzen dargethan, sondern auch anatomisch durch die nicht degenerirten Nervenfasern, welche man in Muskeln, deren motorische Spinalwurzeln durchschnitten sind, neben den degenerirten motorischen (vgl. Kap. X.) vorfindet (C. Sachs, der Froschsartorius enthält zwei solche Fasern). Für den Sternomaxillaris des Pferdes laufen die sensiblen Fasern in einem besonderen Nerven (Chauveau). Die sog. Muskelspindeln (Kühne) sollen sensible Organe sein (Sherrington).

Auch die Sehnen sind sensibel und bewirken bei plötzlicher Anspannung oder sonstiger mechanischer Reizung reflektorische Kontraktion ihres Muskels (Erb, Westphal). Jedoch fehlt es nicht an Autoren, welche dieses sog. Sehnenphänomen wegen der Kürze seiner Latenzzeit von direkter Mitreizung des Muskels herleiten, obwohl zu seinem Zustandekommen sowohl die sensiblen wie die motorischen Nerven erhalten sein müssen, und seine Energie durch andere sensible Einwirkungen, willkürliche Bewegungen u. dgl. beeinflusst wird.

5. Die Lebensbedingungen des Muskels.

a. Der isolirte Muskel.

Nach dem Ausschneiden verliert der Muskel allmählich seine Kontraktilität oder Erregbarkeit. Vor dem Sinken findet eine vorübergehende Steigerung statt. Der ganze Prozess verläuft beim Warmblüter viel schneller als beim Kaltblüter (über künstliche Veränderung der Warmblütermuskeln vgl. p. 261), und bei beiden um so schneller, je höher die Temperatur. Die indirekte Erregbarkeit schwindet lange vor der direkten. Zur Zeit der Todtenstarre (s. unten) ist die Erregbarkeit für immer verschwunden.

Im getödteten Thiere verhalten sich die Muskeln wie ausgeschnittene; nach dem Tode durch Krankheiten sterben die Muskeln meist viel schneller ab.

Beim Frosche halten sich die kurzfaserigen dicken Muskeln (Gastrocnemius, Triceps) viel länger erregbar, als langfaserige (du Bois-Reymond). Beim Menschen sterben die Extensoren früher ab als die Flexoren (Onimus). Die absolute Dauer des Ueberlebens ist für den Frosch (direkte Erregbarkeit) in der Sommerhitze unter 24 Stunden, bei mittlerer Temperatur 2—3, bei 0° über 10 Tage; für den Warmblüter $1^1/_2$—$12^1/_2$ Stunden; das Herz schlägt aber mitunter bei Warmblütern in

kühler Witterung 2—4 Tage nach dem Tode noch schwach fort (Vulpian). — Die Kurve der Erregbarkeit fällt anfangs am steilsten ab.

b. Die Abhängigkeit von Kreislauf und Athmung.

Nach Unterbindung der zuführenden Arterie (Stenson'scher Versuch) verliert auch im lebenden Körper der Muskel seine indirekte und direkte Erregbarkeit, und zwar nach ganz denselben Gesetzen wie nach dem Ausschneiden. Wird vor Eintritt der Starre der Blutzufluss wieder hergestellt, so kehrt die Erregbarkeit wieder. Sie kann auch durch künstliche Durchströmung des Muskels mit arteriellem Blute unterhalten, resp. wiederhergestellt werden, dagegen nicht mit venösem Blute (Bichat, Ludwig & Schmidt), woraus folgt, dass der Stenson'sche Versuch in erster Linie auf Unterbrechung der inneren Athmung des Muskels beruht, der Muskel also, um dauernd zu funktioniren, der Sauerstoffzufuhr und Kohlensäureabfuhr bedarf. So erklärt sich auch das Absterben der Muskeln in der Leiche und nach dem Ausschneiden.

Beim Kaltblüter gelingt der Stenson'sche Versuch wegen des viel geringeren Athmungsbedürfnisses der Muskeln kaum. Für den ausgeschnittenen Muskel ist die früher behauptete Abhängigkeit der Ueberlebensdauer von einem Sauerstoffgehalt der umgebenden Atmosphäre (v. Humboldt, G. Liebig) kaum merklich (Hermann), weil die Atmosphäre nur mit den oberflächlichsten Muskelschichten in Verkehr treten kann (und hier sogar zum Theil schädlich wirkt), während das Blut zu allen Theilen des Muskels gelangt.

Aus den Versuchen am Froschherzen (p. 92) kann man schliessen, dass auch noch andere Leistungen des Blutes ausser der respiratorischen für den Muskel unentbehrlich sind. Jedoch ist noch nicht festgestellt, ob auch diese an den schnellen Wirkungen des Stenson'schen Versuches betheiligt sind.

Bei der Kontraktion erweitern sich die Blutgefässe des Muskels (Ludwig & Sczelkow, über den Mechanismus s. p. 102), eine offenbar zweckmässige Einrichtung, da das Athmungs- und Ernährungsbedürfniss des Muskels bei der Kontraktion gesteigert ist.

Für einen Pferdemuskel (Levator labii) ist die pro Minute durchströmende Blutmenge in der Ruhe zu 17,5, in der Thätigkeit zu 85 pCt. des Muskelgewichts bestimmt worden (Chauveau & Kaufmann). Auch bei willkürlicher Kontraktion erweitern sich die Gefässe: an gewissen Kaumuskeln des Pferdes bluten die Venen periodisch entsprechend dem Kauen (Kaufmann).

c. Die Abhängigkeit vom Nervensystem und vom Gebrauch.

Muskeln, deren Nerven durchschnitten sind, oder mit gelähmten Theilen des Centralnervensystems in Verbindung stehen, verlieren allmählich ihre Erregbarkeit und verfallen einer Entartung, welche den Faserinhalt trübt und zerstört, so dass schliesslich nur das Bindegewebe des Muskels als ein dünner Strang übrig bleibt (Atrophie). Diese Degeneration, welche ziemlich streng typisch verläuft, und auch durch künstliche Rei-

zungen des gelähmten Muskels nicht verhindert wird, beweist, dass die Verbindung mit den Centralorganen zu den Lebensbedingungen des Muskels gehört, — eine noch vollständig unverständliche Thatsache.

Auch in gelähmten Muskeln ist die Erregbarkeit eine Zeit lang erhöht, ehe sie ganz verschwindet (vgl. p. 288). Beim Menschen zeigt sich am 3. oder 4. Tage Herabsetzung, dann Erhöhung der Erregbarkeit, deren Maximum etwa in die 7. Woche fällt; erst nach 6 bis 7 Monaten ist der Muskel ganz unerregbar. Anatomisch wird die paralytische Degeneration zuerst in der 2. Woche nachweisbar. Zwischen dem 3. und 10. Tage nach der Durchschneidung des Nerven tritt in den Muskeln häufig ein fibrilläres Flimmern ein, welches Monate lang fortdauern kann (Schiff); diese Erregungserscheinung bleibt auch nach Kurarisirung bestehen, hängt also direkt mit der Muskelentartung zusammen (Bleuler & Lehmann, S. Mayer).

Ueber die Einwirkung der Nerven auf das Flimmern s. Kap. X.; über das Verhalten gelähmter Muskeln gegen konstante und Induktionsströme s. p. 282; über merkwürdige Ersatzerscheinungen bei Degeneration s. Kap. X. sub III.

Ausserdem zeigt sich ein Einfluss des Gebrauches: häufig gebrauchte Muskeln nehmen allmählich an Volumen und Kraft zu, wenig gebrauchte ab; doch tritt durch Mangel des Gebrauches nie Degeneration ein, sondern nur Atrophie.

Nach neueren, nicht unbestrittenen Angaben bewirkt Durchschneidung des Laryngeus superior Atrophie der vom Laryngeus inferior motorisch versorgten Kehlkopfmuskeln (Exner, Pineles), vielleicht nur in Folge von Nichtgebrauch.

d. Die Todtenstarre.

Die Leiche geräth kurze Zeit nach dem Tode in einen Zustand der Gelenksteifigkeit, die Todten- oder Leichenstarre (Rigor mortis); Durchschneidung der Muskeln macht die Gelenke sofort beweglich, Verkürzung aller Muskeln ist also das Wesen der Starre. Sie tritt bei Warmblütern schneller ein als bei Kaltblütern, in der Wärme schneller als in der Kälte, bei kräftiger Muskulatur und nach gewaltsamem Tode später, als bei schwächlicher Muskulatur und nach Krankheiten. Heftige Kontraktionen vor dem Tode befördern die Starre. Von den Muskeln werden meist die des Unterkiefers und Nackens zuerst ergriffen, dann die der oberen Extremität, von oben nach unten fortschreitend, endlich ebenso die der unteren Extremität (Nysten'sches Gesetz).

Die Starre löst sich nach einer gewissen Zeit von selbst, in der Wärme schneller; die verbreitete Angabe, dass die Lösung durch die Fäulniss erfolge, ist unrichtig (Hermann & Bierfreund).

Beim Menschen beginnt die Starre frühestens 10 Minuten, spätestens 7, nach

Andern 18 Stunden nach dem Tode, und kann viele Tage anhalten. Völliges Ausbleiben scheint nicht vorzukommen; dagegen fehlt die Starre dem Embryo vor dem 7. Monat. Die Stellung der Gliedmassen in der starren Leiche entspricht meist der Resultirenden aus der Spannung der erstarrten Muskeln und der Einwirkung der Schwere. Bei sehr plötzlich eintretender Starre bleiben zuweilen die Gliedmassen in der Stellung, die sie durch Muskelkontraktionen im Augenblick des Todes angenommen hatten (Brinton, Rossbach u. A.), doch scheint diese sog. kataleptische Todtenstarre stets mit Rückenmarksverletzungen im Zusammenhang zu stehen (Falk). Auch soll sie künstlich durch Verletzung des Kleinhirns produzirbar sein (Brown-Séquard). Die Starre kann langsam nachlassen und wieder zunehmen, auch nach gewaltsamer Dehnung der Muskeln sich von Neuem einstellen (Brown-Séquard).

Auch der isolirte Muskel verkürzt sich nach dem Tode und auch hierauf ist der Name Todtenstarre übertragen worden. Auch hier hat die Natur des Thieres, die vorangegangene Anstrengung und besonders die Temperatur den angegebenen Einfluss. Bei 0° bleibt die Starre am Frosche 4—7 Tage aus, bei einer gewissen oberen Grenztemperatur (40° für Kaltblüter, 45—50° für Warmblüter) tritt sie sofort ein und wird dann als Wärmestarre (Pickford) bezeichnet. Rothe Muskeln erstarren viel später als weisse (Bierfreund).

Das Nysten'sche Gesetz beruht möglicherweise darauf, dass die oberen Körpertheile an Muskeln, welche den weissen näher stehen, reicher sind als die unteren. Am Kaninchen erstarren die Hinterbeine früher als die Vorderbeine; letztere enthalten hier überwiegend rothe Muskeln (Bierfreund); beim Frosche (Rana temporaria) erstarren die Beuger vor den Streckern (Langendorff, Nagel).

In der Leiche erstarren Muskeln, deren Nerven durchschnitten sind, später als die anderen; das Nervensystem beschleunigt also die Starre, vermuthlich durch sein eigenes Absterben (Hermann mit v. Eiselsberg u. A., Ewart, Gross).

Die Verkürzung bei der Erstarrung ist wie die bei der Reizung mit Verdickung und geringer Volumverminderung (Schmulewitsch, Hermann & Walker) verbunden und geschieht mit beträchtlicher Kraft, welche aber geringer ist als die des Tetanus (Walker). Der Muskel wird dabei weisslich, trübe, teigig und weniger elastisch, und völlig unerregbar. Aehnlich ist das Aussehen des durch Wasser, Säuren, Chloroform etc. getödteten Muskels (Wasser-, Säure-, Chloroformstarre). Die sog. Wasserstarre ist jedoch anfangs nur eine Quellung, welche durch 2procentige Kochsalzlösung beseitigt werden kann (Biedermann).

Die Angabe, dass todtenstarre Gliedmassen durch Blutinfusion wieder erregbar werden können (Brown-Séquard), wird bestritten (Kühne). Todtenstarre Froschherzen sollen durch das Blut wieder zum Schlagen gelangen (Heubel). Gliedmassen lebender Thiere widerstehen Temperaturen, welche sonst Wärmestarre hervorbringen, und zwar, wie sich am Frosche nachweisen lässt, durch die Cirkulation (Hermann).

Als Ursache der Todtenstarre wurde eine der Fibringerinnung analoge Gerinnung im Faserinhalt vermuthet (Brücke), welche am ausgepressten Faserinhalt entbluteter Froschmuskeln wirklich nachgewiesen ist (Kühne); indessen ist dies nicht die einzige Veränderung (s. sub 8 c), und vermuthlich nicht die eigentliche Ursache.

Alles deutet darauf, dass die Starre eine wirkliche Kontraktion der Muskeln ist, welche durch unbekannte Reize bedingt ist, viel langsamer als die gewöhnliche entsteht und viel langsamer wieder schwindet; weitere Beweise hierfür s. in den drei folgenden Paragraphen.

6. Thermische Erscheinungen am Muskel.

a. Bei der Kontraktion.

Die Zunahme der Körpertemperatur durch Muskelanstrengung führte zuerst auf die Vermuthung, dass der Muskel bei der Kontraktion Wärme entwickelt. Dies wurde in der That am ausgeschnittenen Muskel auf thermoëlektrischem Wege nachgewiesen (Helmholtz). Die Temperatur des Froschmuskels nimmt durch Tetanus um 0,14 bis 0,18° (Helmholtz), durch einzelne Zuckungen um 0,001 bis 0,005° (Heidenhain) zu.

Zum Nachweis der Wärmebildung sticht man nadelförmige Thermo-Elemente so in Froschmuskeln ein, dass die eine Löthstelle, resp. Löthstellenreihe, in einem ruhenden, die andere in dem zu erregenden Muskel steckt (Helmholtz), oder man befestigt beide Muskeln an den beiden Löthstellenflächen einer Melloni'schen Säule, welche so leicht beweglich angebracht ist, dass sie dem sich kontrahirenden Muskel folgt (Heidenhain). Auch kann man die Thermonadeln zwischen die Muskeln einschieben (Fick). Eine andere sehr empfindliche Methode s. p. 256. Auch am lebenden Menschen hat man, schon vor Helmholtz, durch eingestochene Thermonadeln die Erwärmung nachgewiesen (Becquerel & Breschet), später durch Befestigen feiner Thermometer an der Haut über dem Muskel (Béclard, Ziemssen); doch war dieser Nachweis wegen der Einmischung der Cirkulation nicht entscheidend. Sicherer lässt sich am Warmblüter die Wärmebildung nachweisen, indem man ein Thermometer zwischen die Muskeln oder in deren Venen einsteckt, und den Ueberschuss der Temperatur über die in der Aorta gemessene feststellt (M. Smith).

Von grossem Interesse ist die Beziehung der Wärmebildung zur nutzbaren Arbeit des Muskels. Vor Allem tritt im Tetanus, in welchem abgesehen von der initialen Verkürzung keine äussere Arbeit geleistet wird, ebenso bei isometrischen Zuckungen (p. 270), die stärkste Wärmebildung auf; man schliesst daraus, dass auch im Tetanus und in der arbeitslosen Zuckung ein Stoffverbrauch im Muskel stattfindet, für welchen auch die Ermüdung und andere Umstände sprechen, dass aber die ganze freiwerdende Energie als Wärme auftritt. Aber auch allgemeiner lässt sich nachweisen, dass bei der Muskelthätigkeit unter allen denjenigen Umständen, welche die mechanische Arbeit vermindern, ein

äquivalentes Quantum von Wärme erscheint, so dass diese, zusammen mit dem Wärmeäquivalent der wirklichen Arbeit, dem Stoffverbrauch entspricht, und diese Summe ein gutes Maass für den letzteren darstellt, welcher direkt schwer zu bestimmen ist (Béclard; Fick, Heidenhain und deren Schüler). Einige hierher gehörige Fälle sind folgende: Der Muskel leistet keine nutzbare Arbeit, wenn er eine Last so auf- und niederbewegt, dass dieselbe beim Niedergehen keine Fallgeschwindigkeit erreicht; seine Wärmebildung ist dann ebenso gross, als wenn er die Last gleich lange in der mittleren Höhe tetanisch festhält (Béclard, Chauveau). Auch dann leistet er keine äussere Arbeit, wenn er nach jeder Kontraktion erschlafft, so dass die Last fällt und ihn durch die plötzliche Dehnung jedesmal erwärmt; diese Wärmebildung ist dann äquivalent der Arbeit, welche der Muskel leistet, wenn die Last nach jedem Hube durch einen Sperrhaken festgehalten und so immer höher aufgewunden wird (Fick). Zu berücksichtigen ist bei allen Versuchen dieser Art, dass auf die vom Muskel produzirte Gesammtleistung nicht blos die Reizstärke, sondern auch die Spannung von Einfluss ist (Heidenhain), welche die Erregbarkeit erhöht (p. 283).

Beim Tetanus ist die Wärmebildung von der Reizfrequenz unabhängig (Heidenhain, Fick, Schönlein) und der Dauer desselben nicht proportional (Fick). Bei isotonischen Zuckungen nimmt die Wärmebildung rascher zu als die Zuckungshöhe (Nawalichin, Gad). Die Resultate zahlreicher neuerer Untersuchungen dieses Gebietes (Fick, Schenck, Metzner u. A.) sind noch zu wenig geklärt, um hier Aufnahme zu finden. — Das günstigste Verhältniss des mechanischen zum thermischen Theile der Gesammtenergie wird zu 1 : 2 (Zuntz für Warmblüter) bis 1 : 1 (Danilewsky für Froschmuskeln) angegeben.

Bei der Dehnung erwärmt sich der Muskel, wie Kautschuk (Schmulewitsch).

b. Bei der Erstarrung.

Die postmortale Temperatursteigerung (p. 262) führte auf die Vermuthung einer Wärmebildung bei der Todtenstarre (Walther). Nachdem festgestellt war, dass eine Leiche, welche man auf Körpertemperatur erwärmt, sich rascher abkühlt, als sie es nach dem wirklichen Tode that, also ein wärmebildender Prozess nach dem Tode wahrscheinlich gemacht war (Huppert), wurde direkt nachgewiesen, dass ausgeschnittene Muskeln zur Zeit der Erstarrung sich erwärmen (Fick & Dybkowsky, Schiffer). Diese Erwärmung kann theils von den chemischen Prozessen bei der Erstarrung, theils von dem Festwerden gelöster Eiweisskörper (p. 292) herrühren.

7. Galvanische Erscheinungen am Muskel.

Geschichtliches. Abgesehen von den elektrischen Fischen (Kap. X.) war die Beobachtung Galvani's (1786), dass die Herstellung einer leitenden Schliessung

zwischen einem Muskel und seinem Nerven zuweilen Zuckung macht, die erste Beobachtung über thierische Elektrizität. Freilich war dieser Versuch unrein, da in dem aus mehreren Metallen zusammengesetzten Schliessungsbogen, wie Volta alsbald erkannte, eine selbstständige Elektrizitätsquelle enthalten war. Doch gelang es Galvani und namentlich A. v. Humboldt, auch bei nicht metallischer Schliessung Zuckungen hervorzubringen (p. 296). Der endgültige Nachweis der thierischen Elektrizitätsquelle war aber erst nach Erfindung des Multiplikators möglich, und wurde 1827 von Nobili geliefert, indem er im enthäuteten Frosch eine von den Füssen zum Kopf gerichtete elektromotorische Kraft, den sog. „Froschstrom", entdeckte. Auch dieser Strom war noch eine relativ unreine Erscheinung. Erst nach 1840 wurde der Muskelstrom und sein Gesetz von Matteucci und du Bois-Reymond entdeckt, welcher letztere eine mustergültige Methodik schuf und das ganze Gebiet mit physikalischer Schärfe durchleuchtete. Die erste mit der Thätigkeit verbundene elektrische Erscheinung entdeckte Matteucci 1834 in Gestalt der sog. „induzirten" Zuckung (sekundäre Zuckung, p. 302), deren Verständniss aber erst durch du Bois-Reymond's Entdeckung der negativen Stromesschwankung möglich wurde. Die Stromlosigkeit unversehrter Muskeln wurde erst 1867 erkannt, und damit ein Irrthum beseitigt, welcher für die Theorie der thierischen Elektrizität verhängnissvoll geworden war.

Methode der Untersuchung. Zur Untersuchung der Ströme thierischer Theile ist wegen des grossen Widerstandes derselben ein windungsreiches Galvanometer (Multiplikator oder Spiegelboussole mit astatischem und gedämpftem, am besten aperiodisirtem Magnet) erforderlich. Die Drähte desselben dürfen wegen ihrer Ungleichartigkeit und Polarisirbarkeit nicht unmittelbar an die feuchten thierischen Theile angelegt werden, sondern man führt sie zu gleichartigen und unpolarisirbaren Elektroden, am besten amalgamirten Zinkstücken, welche in gesättigte Zinksulphatlösung tauchen (J. Regnauld); zwischen die Lösungen an beiden Elektroden wird der thierische Theil eingeschaltet, und vor deren ätzender Einwirkung durch eingeschaltete mit isotonischer Kochsalzlösung getränkte Leiter geschützt (du Bois-Reymond). Statt des Galvanometers kann auch das Lippmann'sche Kapillarelektrometer (Marey u. A.) oder ein Telephon mit Unterbrechungsvorrichtung (Hermann) benutzt werden. Ersteres beruht darauf, dsss in einer Kapillarröhre, welche Quecksilber und verdünnte Säure enthält, ein von letzterer zum ersteren gehender Strom, welcher also die Quecksilberkuppe mit Wasserstoff polarisirt, durch Veränderung der Kapillaritätskonstante das Quecksilber zurückdrängt (die Kraft des Stromes muss $<$ 1 Volt sein, damit nicht Gas sich abscheidet und die Leitung unterbricht). Die Beobachtung geschieht mikroskopisch. Ueber Photographie von Stromschwankungen s. unten p. 298; über die Anwendung des stromprüfenden Froschschenkels als physiologisches Rheoskop s. p. 296 und 302. Die elektromotorischen Kräfte werden am besten durch die Einführung eines entgegengesetzten Stromzweiges gemessen, den man mittels des Widerstandes der Nebenschliessung so lange verändert, bis er den Strom gerade zu Null kompensirt (Poggendorff, du Bois-Reymond). Auch das Kapillarelektrometer, welches die einwirkenden Kräfte durch seine Polarisation genau kompensirt, kann zur Messung derselben dienen; der zur Herstellung der ursprünglichen Lage erforderliche hydrostatische Druck ist der elektromotorischen Kraft proportional.

a. Erscheinungen am ruhenden Muskel.

1) Verletzte Muskeln. Ruhender Muskelstrom oder Demarkationsstrom.

An partiell verletzten Muskeln verhält sich jeder Punkt des verletzten Theiles negativ gegen die Punkte der unversehrten Oberfläche (ruhender Muskelstrom, Matteucci, du Bois-Reymond). In allen Fällen lassen sich die vorhandenen Ströme aus dem Satze ableiten, dass in jeder verletzten Muskelfaser die Demarkationsfläche zwischen lebendem und todtem Faserinhalt Sitz einer gegen den lebenden Theil (abmortual) gerichteten elektromotorischen Kraft ist (Hermann). Die Grösse dieser Kraft beträgt in ihrem nach aussen ableitbaren Theil bis über 0,08 Volt (du Bois-Reymond, Chapman).

Durchweg abgestorbene oder todtenstarre Muskeln sind stromlos; dagegen ist blosser Scheintod (Behandlung mit Aether, Quellung durch Wasser) nicht mit Verlust des Stromes verbunden.

Der ruhende Muskelstrom zeigt sich am regelmässigsten an einem von zwei künstlichen Querschnitten *QQ* begrenzten Muskelcylinder (Fig. 41), gleichgültig ob die Längsoberfläche *LL* die natürliche Oberfläche des Muskels ist oder aus künstlich freigelegten, aber unversehrten Faserflächen (künstlicher Längsschnitt) besteht. An einem solchen Präparat zeigen sich (du Bois-Reymond) sowohl starke Ströme zwischen einem Längs- und einem Querschnittspunkte, als auch schwächere zwischen zwei unsymmetrisch gelegenen Punkten des Längsschnitts, oder solchen der Querschnitte, während symmetrische (d. h. gleich weit vom Aequator, resp. von der Axe entfernte) Längs- oder Querschnittspunkte gegen einander stromlos sind. Die vollständige Untersuchung der elektromotorischen Oberfläche ergiebt die in Fig. 41 angegebene Lage der oberflächlichen Strömungslinien (ausgezogen) und Spannungsflächendurchschnitte (punktirt). Die stärkste positive Spannung herrscht am Aequator, d. h. um die Mitte des Längsschnittes, die stärkste negative an den Axenendpunkten, d. h. in der Mitte der Querschnitte. Diese Oberflächenbeschaffenheit erklärt sich aus der Lage der elektromotorischen Demarkationsflächen unter den Querschnitten, wenn berücksichtigt wird, dass die Ströme schon im Innern des Muskelcylinders sich grösstentheils abgleichen müssen.

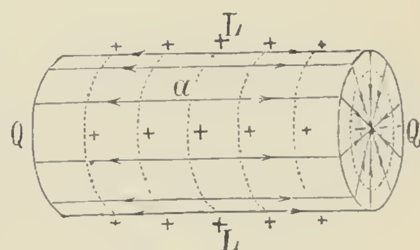
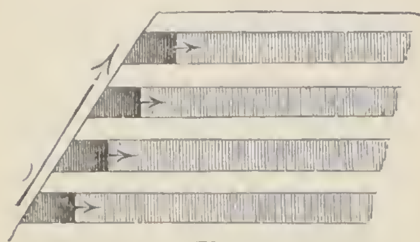


Fig. 41.

Liegen die Querschnitte schräg, so ist die Kurve grösster positiver Spannung

am Längsschnitt gegen die stumpfen Kanten hin verzogen, während die Punkte grösster negativer Spannung am Querschnitt gegen die scharfen Kanten des rhomboiden Körpers verschoben sind. Der Grund hiervon liegt in einer besonderen Strombildung an den schrägen Querschnitten (Neigungsstrom, du Bois-Reymond), deren Ursache sich aus Fig. 42 ergiebt; die Demarkationsflächen der Fasern, welche stets senkrecht zur Faseraxe liegen, bilden mit ihren elektromotorischen Kräften eine kettenartige Anordnung, deren äussere Resultirende der Neigungsstrom ist; die elektromotorische Kraft des Neigungsstroms ist daher grösser als die des gewöhnlichen Muskelstroms.


Fig. 42.

Der Muskelstrom lässt sich auch durch Zuckungen nachweisen, hierzu muss in den Kreis desselben der Nerv eines Froschschenkels („stromprüfender Froschschenkel") eingeschaltet sein, dann entsteht bei Schliessung oder Oeffnung des Kreises Zuckung des Schenkels (du Bois-Reymond); ebenso zuckt ein partiell verletzter Muskel, wenn man seinen eigenen Nerven plötzlich auf den künstlichen Querschnitt fallen lässt, so dass der Muskelstrom in den Nerven hereinbricht; diese „Zuckung ohne Metalle" (Galvani, v. Humboldt) war der erste Beweis für die Existenz einer thierischen Elektrizität. Auch am Muskel selbst kann man den Strom durch Zuckung nachweisen, indem man das Querschnittsende plötzlich in eine leitende Flüssigkeit eintaucht, wobei die Stromesschwankung, durch die äussere Ableitung, den Muskel erregt (Hering); diese Zuckungen wurden früher als Folge chemischer Reizung durch die Flüssigkeit angesehen.

Nicht blos mit dem Messer hergestellte Querschnitte, sondern auch durch Aetzmittel, Wärmestarre, Quetschung hergestellte partielle Abtödtungen (sog. kaustische, thermische Querschnitte), partielle Vergiftung mit Kalisalzen (toxischer Querschnitt) machen negative Stellen, partielle Wasserquellung dagegen, entsprechend dem p. 295 Gesagten, nicht. Aetzt man aponeurotische Flächen, an welche sich die Fasern schräg ansetzen, z. B. den Achillessehnenspiegel des Gastrocnemius, so entstehen durch die Aetzung besonders kräftige Neigungsströme (s. oben). Daher zeigen enthäutete Schenkel, oder ganze enthäutete Frösche, wenn ihre Oberflächen durch Salzlösungen oder Hautsekret angeätzt sind, meist im Ganzen aufsteigende Ströme (Nobili's „Froschstrom").

2) Unversehrte Muskeln.

Völlig unverletzte Muskeln, welche auch von Fragmenten fremder Muskeln frei sind, zeigen in der Ruhe keinen Strom (Hermann, Biedermann u. A.).

Die Stromlosigkeit unversehrter Muskeln ist am unenthäuteten Frosch wegen der Hautströme (p. 145) nicht demonstrirbar; wendet man Aetzmittel zur Beseitigung derselben an, so dringen diese leicht

bis zu den Muskeln durch. Ausser an vorsichtig präparirten Skeletmuskeln (Hermann) ist die Stromlosigkeit besonders leicht am Herzen zu zeigen (Engelmann).

Auch glatte Muskeln zeigen den Muskelstrom, wenn künstliche Querschnitte angelegt sind; dieser Strom verschwindet aber nach kurzer Zeit, nämlich sobald die partiell verletzten Zellen in ganzer Länge abgestorben sind; neue Querschnitte geben sogleich wieder Strom; auch hier also zeigt sich die Stromlosigkeit der unverletzten Zellen; ähnlich verhält sich das Herz, dessen Muskelzellen noch getrennte Individuen darstellen, und andere sog. pleiomere Muskeln (Engelmann). Subkutan verletzte gewöhnliche Muskeln lebender Thiere verlieren durch eine Art Heilung des künstlichen Querschnitts nach einiger Zeit ebenfalls dessen Strom, vorausgesetzt, dass Nerv und Blutstrom erhalten sind (Engelmann).

3) Einfluss der Temperatur.

Mit zunehmender Temperatur nimmt die elektromotorische Kraft des Muskels zu, bis zu ihrer Vernichtung durch die Wärmestarre; an unversehrten Muskelfasern oder Faserabschnitten verhalten sich wärmere Stellen positiv gegen kältere (Hermann).

b. Erscheinungen am thätigen Muskel.

1) Die negative Stromesschwankung verletzter Muskeln.

Wird ein Muskel, welcher mit einem künstlichen Querschnitt versehen ist, vom Nerven aus tetanisirt, so ist sein Strom während des Tetanus vermindert, und zwar um so stärker, je stärker die Erregung. Diese negative Stromesschwankung lässt sich mit besonders leichten Magneten auch bei der einzelnen Zuckung nachweisen. Sie tritt auch bei kompensirtem Ruhestrom (p. 294) als ein selbstständiger, dem Ruhestrom entgegengesetzter Strom auf, beruht also nicht auf Widerstandszunahme, sondern auf Abnahme der elektromotorischen Kraft. (Du Bois-Reymond.)

Der Strom fällt bei der Zuckung steil ab, wird aber nicht Null, erhebt sich dann langsamer wieder auf den Anfangswerth; die Schwankung dauert etwa 0,004 Sekunde (Bernstein), fällt also in die Latenzzeit.

Zur Feststellung dieser Thatsachen muss man die Reizung in regelmässigem Rhythmus wiederholen, z. B. in den Momenten r_1, r_2, r_3 etc. der Zeitabscisse R (Fig. 43), so dass die Schwankungen regelmässig auf einander folgen. Der Galvanometerkreis wird aber in gleichem Tempo, immer nur auf kurze Momente, geschlossen, z. B. in den Zeiten $a_1 b_1$, $a_2 b_2$ etc. der Zeitabscisse B. Auf das Galvanometer wirken also nur die schraf

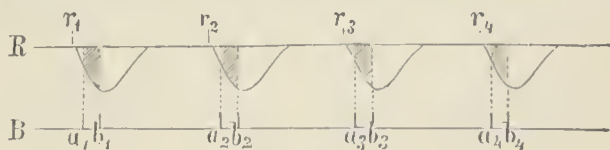


Fig. 43.

firten Flächendifferentiale der Kurven ein und geben eine ihrer Grösse proportionale Gesammtwirkung. Durch Veränderung des Zeitintervalls r_1a_1, r_2a_2, d. h. der Zeit zwischen Reizung und Boussolschluss (Verschiebung der Abscissen R und B gegen einander) kann man successive alle Theile der Schwankungskurve untersuchen, indem man die jedesmaligen Gesammtwirkungen vergleicht. Der Apparat (Differential-Rheotom von Bernstein) ist in Fig. 44 schematisch in etwas verbesserter Konstruktion (Hermann) dargestellt. Durch den Schnurlauf ff' wird der (auf einem horizontalen Rade angebrachte) Stab ab in schnelle Rotation versetzt. Er trägt an jedem Ende zwei Drahtbürsten. Die Bürsten a streifen bei jeder Rotation einmal über die festen Kupferbänke rr', und schliessen dadurch jedesmal den Strom der Kette K und der induzirenden Spirale p, wodurch der Muskel M bei c einen Induktionsschlag erhält. Die Bürsten b streifen ebenso über die Kupferbänke tt', und schliessen dadurch jedesmal den dem Galvanometer G zugeleiteten Muskelstrom von lq. Die Bänke tt' sind auf der Scheibe A befestigt, welche drehbar ist, wodurch sich die Stellung der Bänke tt' gegen die Bänke rr', und somit das Intervall zwischen Reizung und Stromableitung, ändern lässt. Die jedesmalige Stellung der Scheibe A wird mittels des Zeigers z an ihrer Randtheilung abgelesen.

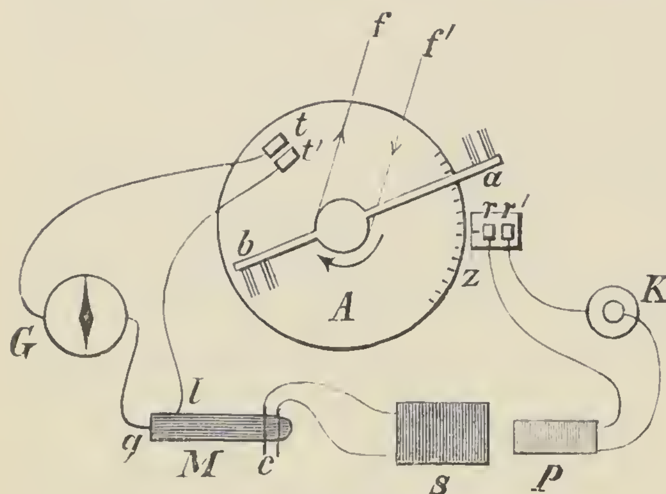


Fig. 44.

Dreht man die Scheibe A langsam im gleichen Sinne mit der Rotation von ab, so verlängert sich kontinuirlich das Intervall zwischen Reiz und Boussolschluss, und es spielt sich daher der galvanische Vorgang im Verhältniss beider Drehgeschwindigkeiten verlangsamt am Galvanometer ab; wird A entgegengesetzt ab gedreht, so spielt sich der Vorgang in zeitlicher Umkehrung ab (Hermann).

Bei sehr leichten Magneten lässt sich auch ohne Repetition die Schwankung analysiren, indem man mittels eines Fall-Rheotoms einzelne Stücke derselben ausschneidet und auf das Galvanometer wirken lässt (Hermann).

Das Kapillarelektrometer folgt den Stromesschwankungen ziemlich rasch; lässt man daher ein reelles Bild der Kapillare auf einen Spalt fallen, hinter welchem sich ein lichtempfindliches Papier senkrecht zur Spaltrichtung fortbewegt, so erhält man eine unmittelbare photographische Darstellung der Stromschwankungskurven (Burdon-Sanderson u. A.). Jedoch ist die erhaltene Kurve keine unmittelbare Wiedergabe des Vorganges, sondern die wahre Kurve kann erst durch eine auf die Theorie des Apparates gegründete Messung und Rechnung gewonnen werden (Burch, Einthoven, Hermann). Auch die Bewegung leichter Galvanometermagneten lässt sich photographiren, jedoch folgen dieselben nicht genügend den natürlichen Stromesschwankungen. Selbst die schnellsten Vorgänge lassen sich aber treu photographiren, wenn man sie auf dem oben angegebenen Wege künstlich verlangsamt (Hermann & Matthias; vgl. Fig. 47, p. 300).

Die Stromesschwankung im Tetanus stellt sich am Galvanometer als eine einfache während des ganzen Tetanus anhaltende Herabsetzung des Muskelstroms dar, wie es die Kurve *bpqm* in Fig. 45 verdeutlicht (*ot* ist die Abscisse der Zeiten, *ab* die Höhe des Muskelstroms vor dem Tetanus, *mn* dieselbe nachher). Es war aber zu vermuthen, dass trotzdem jedem einzelnen Reize eine besondere negative Schwankung entspreche, der Strom also fortwährend auf und nieder gehe, wie es die Kurve *bcdef* etc. darstellt; der Magnet kann natürlich diesen raschen Schwankungen nicht folgen, sondern nur ihrem Mittelwerth. Diese Vermuthung wurde durch den sekundären Tetanus (s. unten sub 3) bestätigt (du Bois-Reymond). Auch das Rheotom, welches ja tetanisirend reizt, liefert eine Bestätigung, und lehrt ausserdem die Tiefe der Einzelschwankungen kennen, welche in der Figur unbestimmt gelassen ist; sie erreichen die Abscisse *ot* nach Bernstein nicht, während sie sie nach Sanderson & Gotch überschreiten.

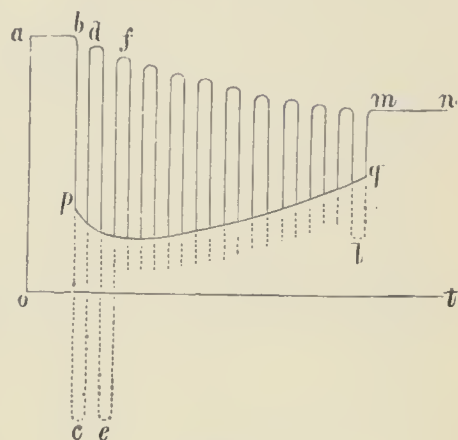


Fig. 45.

Auch das Telephon, welches Stromesschwankungen noch empfindlicher anzeigt als der stromprüfende Schenkel (Hermann), bestätigt die oscillatorische Natur des galvanischen Vorganges im Tetanus: leitet man ihm den Muskelstrom zu, so hört man im Tetanus einen Ton, dessen Schwingungszahl der Reizfrequenz entspricht (Bernstein, Wedensky).

2) Der Aktionsstrom unverschrter Muskeln.

Wird ein ausgeschnittener stromloser Muskel vom Nerven aus tetanisirt, so zeigt sich zwischen zwei Ableitungspunkten ein abnervaler (p. 281, Anm.), also, da die Nerveneintrittsstellen meist in der Mitte der Fasern liegen, in der Regel atterminaler Aktionsstrom (Hermann). Liegen die Ableitungsstellen an beiden Muskelenden, oder sonst annähernd symmetrisch, so ist die Richtung des tetanischen Aktionsstromes schwankend, zuweilen mit der Zeit wechselnd.

Bei einzelnen Zuckungen stromloser Muskeln, welche an dem einen Ende direkt gereizt werden, entsteht ein durch das Rheotomverfahren nachweisbarer doppelsinniger Aktionsstrom: die erste Phase ist dem Gange der Erregungswelle in der Faser gleichläufig, die zweite entgegengesetzt gerichtet. Es verhält sich nämlich jedesmal diejenige Stelle, an welcher sich die Erregungswelle befindet, negativ gegen den ruhenden Faserrest; die erste Phase

tritt also ein, wenn die Welle die erste Ableitungsstelle erreicht, die zweite bei Erreichung der zweiten; das Intervall beider Phasen entspricht in der That der Fortpflanzungszeit zwischen beiden Ableitungsstellen; jede erregte Stelle wird ohne Latenzzeit sogleich negativ; die zweite Phase ist wegen der Abnahme der Erregungswelle bei der Leitung (p. 275) schwächer als die erste (Bernstein). Bei indirekter Reizung (s. Fig. 46) tritt auf jeder Seite der Nerveneintrittsstelle ein doppelsinniger Aktionsstrom von gleicher Beschaffenheit ein; die erste, stärkere Phase, mit 1 bezeichnet, rührt von der Welle an der zuerst erreichten Ableitungsstelle her, die zweite, schwächere (2), von der entfernteren; die erste ist ein abnervaler (atterminaler), die zweite ein adnervaler (abterminaler) Strom; an einer einzelnen Muskelfaser wäre für die Richtung der Phasen offenbar die Nerveneintrittsstelle massgebend, am ganzen Muskel ist es diejenige (als „nervöser Aequator" bezeichnete) Querebene, welche von allen Nerveneintrittsstellen mittlere Entfernung hat (Hermann). Liegt die zweite Ableitungsstelle im Bereiche künstlichen Querschnitts, so fällt die zweite Phase vollständig fort, der Aktionsstrom wird einsinnig admortual und geht in die schon oben besprochene Erscheinung der negativen Stromesschwankung über (Hermann). Dieselben Erscheinungen lassen sich auch am Herzen beobachten, wenn künstliche oder die natürlichen Erregungswellen über dasselbe ablaufen (Sanderson & Page u. A.).

Fig. 46.

Fig. 47.

Fig. 47 ist eine Aufnahme des doppelsinnigen Aktionsstromes eines indirekt gereizten Gastroknemius, zwischen nervösem Aequator und Achillessehne; *r* ist die Reizzeit, *rab* die erste atterminale, *bcd* die zweite abterminale Phase. Nach Anätzung des Sehnenspiegels fällt die zweite Phase fort, und es entsteht die Kurve *racf*. Durch Subtraktion der Ordinaten ergiebt sich die wahre Grösse und Gestalt der zweiten Phase in Gestalt der Kurve *ghd*. Man sieht, dass sie wegen des Dekrementes weniger hoch ist als die erste. Die Punkte sind automatische Zeitmarkirungen (je $^1/_{172}$ sek.). Diese Kurven sind mit dem p. 298 angegebenen Verfahren gewonnen (Hermann & Matthias). Das Kapillarelektrometer giebt statt der wahren Kurve *abcd* eine nur einsinnige Exkursion (vgl. p. 298).

Von den Aktionsströmen des Herzens nimmt ein an zwei beliebige Hautpunkte des unversehrten Menschen oder Thieres angelegter leitender Bogen Zweige auf, welche sich am Kapillarelektrometer als regelmässige Schwankungen zu erkennen

geben; die Richtung und Stärke variirt je nach der Lage beider Ableitungsstellen in ihrer Beziehung zum Herzen (WALLER).

Die doppelsinnigen Aktionsströme lassen sich auch am Vorderarm des lebenden Menschen bei Reizung des Plexus brachialis in der Achselhöhle (bei *rr'*) nachweisen, wie Fig. 48 zeigt. Die Ableitung geschieht mit den ringförmig umfassenden Seilelektroden *sg* (*g* ist ein mit Zinklösung gefülltes Glasrohr, in welches der Zinkdraht *z* eintaucht). Der nervöse Aequator liegt am oberen Drittel des Vorderarms. Mit *1* und *2* sind wiederum beide Phasen bezeichnet, und zwar zu beiden Seiten des nervösen Aequators. Hier sind aber beide Phasen gleich stark, d. h. die Erregungswelle zeigt am völlig normal ernährten Muskel kein Dekrement (HERMANN). Auch hier sind ähnliche Kurven wie *r a b c d* Fig. 47 photographisch gewonnen.

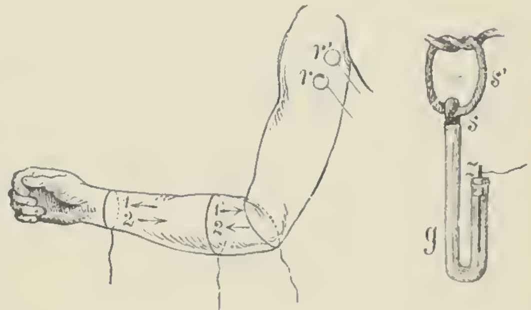


Fig. 48.

Der oben erwähnte abnervale Aktionsstom im Tetanus rührt lediglich von der Verschiedenheit der an beiden Ableitungsstellen fortwährend anlangenden Erregungswellen her; die dem nervösen Aequator nähere Stelle ist negativ gegen die entferntere, an welcher die Erregungswellen geschwächt anlangen. Der tetanische Aktionsstrom fehlt daher am lebenden Organismus, weil an diesem diese Schwächung nicht stattfindet (s. oben), ausser wenn durch ermüdende Reizung ein Dekrement der Erregungswelle eintritt; die alternirenden Phasen *1* und *2* kompensiren sich zu Null (HERMANN). Bei künstlichem Querschnitt, wo die zweite Phase fehlt, ist der tetanische Aktionsstrom (die negative Schwankung, p. 297) nothwendig stärker, als am unversehrten Muskel, und zeigt nichts von den durch den Kampf zweier Gegenströme bedingten Schwankungen (DU BOIS-REYMOND).

Die doppelsinnigen Aktionsströme sind ein gutes Mittel zur Messung der muskulären Leitungsgeschwindigkeit (BERNSTEIN), ja für die des Herzens (p. 92) und der menschlichen Muskeln (p. 275f.) nahezu das einzige.

Der in Fig. 48 dargestellte Aktionsstrom ist die einzige sichere galvanische Muskelwirkung am lebenden Menschen. Der bei willkürlicher Anstrengung der Muskeln eines Armes in diesem erscheinende aufsteigende Strom (DU BOIS-REYMOND) ist der einsteigende Sekretionsstrom der Haut (HERMANN & LUCHSINGER); vgl. p. 146 und 176).

An ruhenden Herzen macht Vagusreizung positive Schwankung des Demarkationsstroms (GASKELL). Es wäre also möglich, dass es eine der Thätigkeit entgegengesetzte Veränderung der Muskelsubstanz

giebt (vgl. auch p. 67, 284). Indessen wäre die Erscheinung auch erklärbar, wenn man annimmt, dass ein tonischer Kontraktionszustand des Herzens (p. 91) durch die Vagusreizung unterdrückt wird,

3) Die sekundäre Zuckung und der sekundäre Tetanus.

Legt man auf einen Muskel den Nerven eines Froschschenkels, so dass der Muskelstrom durch den Nerven fliesst, so zuckt der Schenkel bei jeder Zuckung des ersten Muskels mit (Matteucci). Diese sekundäre Zuckung beruht auf der negativen Schwankung des Muskelstroms (du Bois-Reymond). Bringt man ferner den ersten Muskel zum Tetanus, so geräth der stromprüfende Schenkel in sekundären Tetanus (du Bois-Reymond), ein Beweis für die diskontinuirliche Natur der Stromesschwankung im Tetanus (p. 299).

Zeichnet man die sekundäre Zuckung myographisch auf, um ihren Zeitabstand von der primären Zuckung zu erkennen, so ergiebt sich, dass der zweite Nerv seinen Reiz empfängt, ehe die primäre Zuckung begonnen hat; die negative Stromesschwankung des Muskels fällt also in das Latenzstadium der Kontraktion (Helmholtz, s. auch p. 300).

Auch die Aktionsströme unversehrter Muskeln geben sekundäre Zuckung und sekundären Tetanus (du Bois-Reymond).

Wenn die willkürliche anhaltende Kontraktion ebenfalls ein Tetanus ist (p. 273 f.), so wäre zu erwarten, dass auch sie einen sekundären Tetanus giebt. Dies ist aber merkwürdigerweise nicht der Fall (du Bois-Reymond), und zwar lässt sich beweisen, dass nicht etwa die Grösse der Leitungswiderstände (Haut etc.) der Grund ist (Hermann). Es wäre denkbar, dass die Phasen beider Ableitungsstellen, welche natürlich nicht in allen Muskelfasern zu gleicher Zeit auftreten, sich so auf die Zeit vertheilen, dass sie sich ungefähr kompensiren. Aber dem widerspricht die Angabe, dass das mit dem Armmuskel verbundene Telephon bei willkürlicher Kontraktion ein Geräusch liefert (Wedensky). Beim Strychnintetanus des Frosches, welcher wie der willkürliche Tetanus von centralen Ganglienzellen innervirt wird, erhält man ebenfalls nur schwierig einen schwachen sekundären Tetanus.

Möglich wäre es, dass die natürliche Reizung im Muskel Aktionsströme von anderem (sanfterem) zeitlichen Verlauf hervorbringt, als die gröbere künstliche, und dass hierin der Grund liegt, weshalb die sekundäre Wirkung hier ausbleibt. Hierfür spricht, dass kein sekundärer Tetanus auftritt, wenn der primäre Muskel durch gradlinige Stromesschwankungen, also eine mildere Reizform, tetanisirt wird (v. Fleischl, vgl. p. 274).

Die sekundäre Zuckung tritt auch beim natürlichen Herzschlag auf, und zwar zuckt der Muskel, dessen Nerv dem Herzen angelegt ist, jedesmal vor der Systole, also auch hier fällt der galvanische Vorgang lange vor die Kontraktion (Kölliker & H. Müller). Dehnung des primären Muskels erleichtert den Eintritt der sekundären Zuckung und des sekundären Tetanus, und zwar unabhängig von Gestalt- und Lageveränderungen (Meissner, Biedermann), vielleicht nur in Folge erhöhter Erregbarkeit (p. 283). Wird der primäre Muskel so frequent gereizt, dass nur

Anfangszuckung eintritt, so zeigt sich auch sekundär statt Tetanus nur Anfangszuckung (Schönlein).

Sekundäre Zuckung von Muskel zu Muskel. Presst man zwei Muskeln mit einem Theil ihrer Länge fest auf einander, so zuckt bei Reizung des einen der andere mit, und zwar ebenfalls durch Vermittlung des Aktionsstroms (Kühne). In vertrocknenden Gliedmassen (vgl. p. 284) pflanzen sich aus der gleichen Ursache Zuckungen von Muskel zu Muskel fort (Biedermann). Warum (anscheinend auch im Kühne'schen Versuch) Trockenheit den Vorgang begünstigt, ist noch unklar.

c. Leitungswiderstand und Polarisirbarkeit des Muskels.

Der Leitungswiderstand der Muskeln ist wie derjenige aller feuchten Gewebe sehr bedeutend (etwa $2^1/_2$ Millionen mal so gross wie der des Quecksilbers), und in der Querrichtung bis über 9mal so gross wie in der Längsrichtung; am starren Muskel ist dieser Unterschied verschwunden (Hermann). In der Wärme nimmt der Widerstand ab, in der Kälte zu, wie bei anderen zersetzbaren Leitern (Hermann & Boll).

Bei der Thätigkeit nimmt der Leitungswiderstand des Muskels scheinbar ab (du Bois-Reymond).

Wird ein lebender Muskel galvanisch durchströmt, und gleich darauf die durchströmte Strecke mit einem Galvanometer verbunden, so zeigt dieselbe eine eigene, dem durchgeleiteten Strome entgegengesetzte Wirksamkeit, welche rasch verschwindet (Peltier). Jeder Theil der durchflossenen Strecke zeigt für sich dieselbe Wirkung (du Bois-Reymond). Der Muskel wird also durch den Strom innerlich polarisirt.

Der Betrag dieser Polarisation (messbar durch ihre elektromotorische Kraft, dividirt durch die Intensität des polarisirenden Stromes, oder auch durch die Differenz des scheinbaren Widerstandes gegen konstante und Wechselströme; beide Maasse sind theoretisch identisch) ist sehr bedeutend, obwohl es nicht gelingt, sie in voller Grösse darzustellen. Sie nimmt nämlich nach der Oeffnung ungemein schnell ab und entwickelt sich auch bei der Schliessung fast momentan, wächst aber nachher noch lange bedeutend an; diese Vorgänge werden durch Wärme stark beschleunigt. In der Querrichtung ist die Polarisation sehr viel grösser als in der Längsrichtung, ungefähr im Verhältniss beider Widerstände (s. oben), so dass letztere wahrscheinlich nur auf der verschiedenen Polarisirbarkeit beruhen. Diese aber kann dadurch erklärt werden, dass jede Faser nur an ihrer Mantelfläche polarisirbar ist, so dass bei Querdurchströmung zahlreiche Polarisationsflächen auf einander folgen. (Hermann.)

Bei Längsdurchströmung unverletzter Muskeln werden ebenfalls die Mantelflächen quer durchsetzt, also polarisirt. Dass auch zwischen den Elektroden jede Theilstrecke Polarisation zeigt, liesse sich aus elektrotonischer Ausbreitung erklären

(s. beim Nerven). Da aber auch bei Zuleitung des Stromes mittels zweier künstlicher Querschnitte noch eine Polarisation stattfindet, welche mit der Streckenlänge wächst, so muss ein Theil der Polarisation in der Kontinuität der Fasersubstanz ihren Sitz haben, nach Art der Polarisation befeuchteter poröser Stoffe (von Hering bestritten). Die Widerstandsverhältnisse deuten darauf, dass die Polarisation an den Mantelflächen gross genug ist, um die Ströme vom Faserinhalt fast abzuhalten, die Polarisation ist also derjenigen der Metalle vergleichbar (Hermann). An den natürlichen Faserenden soll die Polarisation stärker sein als in der Kontinuität (du Bois-Reymond). Das Schwinden der Polarisation erfolgt nach Querdurchströmung weit schneller als nach Längsdurchströmung, vermuthlich weil bei erster die entgegengesetzten Ionen nur um mikroskopische Beträge von einander getrennt sind (Hermann).

War der Strom kräftig und die Schliessungsdauer kurz, so geht der negative Nachstrom sofort in einen gleichsinnigen („positiven"), lange anhaltenden Strom über, ja letzterer kann unmittelbar nach der Oeffnung schon auftreten; diese letztere Wirkung tritt nur am lebenden, die negative auch am todten Muskel ein; gekochte Muskeln zeigen überhaupt keine Nachwirkung (du Bois-Reymond). Dieser positive Nachstrom ist an die anelektrotonische Strecke und deren Oeffnungserregung geknüpft; jeder der Anode nähere Punkt ist stärker erregt als der entferntere, verhält sich also (p. 299) gegen letzteren negativ, wodurch ein dem polarisirenden Strome gleichsinniger Aktionsstrom entsteht. Diese Erklärung lässt sich dadurch beweisen, dass der positive Nachstrom am stärksten auftritt, wenn die ableitenden Eletroden an die Anode selbst und einen ihr nahegelegenen intrapolaren Punkt angelegt werden. Noch sicherer wird der Beweis dadurch, dass man den Strom durch Quer- und Längsschnitt eines Muskels zuleitet, und von beiden Elektroden den Nachstrom ableitet; jetzt tritt positive Phase überhaupt nur bei atterminaler, nicht bei abterminaler Stromrichtung auf, weil (p. 281 f.) nur erstere Oeffnungserregung bewirkt; auch genügen hier schon schwache Ströme. (Hermann; Hering & Biedermann.)

In den extrapolaren Strecken zeigt sich ebenfalls ein Nachstrom, und zwar ist derselbe in der katelektrotonischen positiv, in der anelektrotonischen negativ mit kurzem positiven Vorschlag (Hermann).

In den extrapolaren Strecken ist die rein polarisatorische Nachwirkung, wie auch Versuche am Modell zeigen, beiderseits dem Strome gleichsinnig; in der anelektrotonischen Strecke aber muss ein Aktionsstrom entstehen, welcher dem Strome entgegengesetzt ist. Nun sind die Aktionsströme viel dauerhafter als die Polarisationsströme, daher treten letztere, wo sie den letzteren entgegengesetzt sind, als kurze Vorschläge, oder bei trägem Magneten gar nicht auf. Nach langen Schliessungen sind die Polarisationen so stark, dass sie die Aktionsströme überkompensiren können; bei schwachen

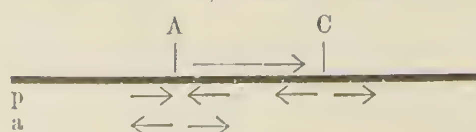


Fig. 49.

Strömen können letztere ebenfalls fehlen. Das Schema Fig. 49 verdeutlicht das Prinzip der Nachströme: AC ist die durchflossene Strecke, die Pfeile der Reihe p geben die Richtung der (flüchtigeren) Polarisationsströme, die der Reihe a diejenige der anhaltenderen Aktionsströme durch den schwindenden Anelektrotonus an.

Die oben erwähnte scheinbare Abnahme des Leitungswiderstandes bei der Erregung ist im Tetanus diskontinuirlich (Hermann & v. Gendre). Es ist daher wahrscheinlich, dass die wahre Ursache der Erscheinung in Verminderung der Polarisirbarkeit durch die Erregung liegt.

Anhang. Leitungswiderstand des unversehrten Körpers. Der sehr grosse Widerstand bei Zuleitung eines Stromes zu zwei Körperstellen (meist mehrere Hunderttausend Ohm) hat hauptsächlich in der Haut seinen Sitz, und ist daher von Abstand und Lage beider Zuleitungsstellen wenig abhängig, dagegen sehr abhängig von der Flächengrösse der Elektroden, von der Dicke der Haut, vom Feuchtigkeitsgrade der Epidermis und vom Leitungsvermögen der zur Befeuchtung angewandten Flüssigkeit. Nach Abtragung der Haut sinkt er auf einige Hundert Ohm herab (Jolly). Mit zunehmender elektromotorischer Kraft (Zahl der Elemente) und Durchströmungszeit nimmt der Widerstand ab, und zwar auch an der Leiche, vermuthlich durch kataphorische und elektrolytische Veränderungen (R. Dubois u. A.). Am Lebenden mischen sich ausserdem Hyperämien u. dgl. ein. Der Widerstand gegen Induktionsströme ist im Allgemeinen sehr viel geringer als gegen konstante Ströme, und bei ersteren für die Oeffnungsinduktion geringer als für die Schliessungsinduktion (Gärtner); die Ursache liegt vermuthlich zum Theil darin, dass die Polarisation um so geringer ist, je flüchtiger der Strom; die Elektrodengrösse hat hier wenig Einfluss (v. Frey).

d. Die Ursachen der galvanischen Muskelwirkungen.

Alle besprochenen Wirkungen lassen sich aus folgenden einfachen Sätzen ableiten (Alterationstheorie von Hermann): 1. In jeder verletzten Muskelfaser verhält sich an der Demarkationsfläche (p. 295) die absterbende Substanz negativ gegen die unveränderte (Demarkationsstrom). 2. In jeder partiell erregten Muskelfaser verhält sich die in Erregung begriffene Substanz negativ gegen die unveränderte, um so stärker, je stärker die Erregung (Aktionsstrom). 3. Wärmerer Faserinhalt verhält sich positiv gegen kälteren. Die tiefere Ursache dieser elektromotorischen Kräfte ist bisher unbekannt. Ihre funktionelle Bedeutung liegt vermuthlich hauptsächlich in der Fortpflanzung des Erregungsvorganges (vgl. beim Nerven). Hierzu kommt noch die hohe Polarisirbarkeit an der Oberfläche der Fasern, welche ohne Zweifel mit der elektrischen Erregung und mit der Erregungsleitung in innigster Beziehung steht.

Die Beläge für diese Sätze sind in den vorstehenden Thatsachen enthalten, welche durch sie vollständig erklärt werden. Vor Allem die Stromlosigkeit unversehrter Muskeln; zu ihr kommt noch, dass bei An-

legung eines künstlichen Querschnitts der Muskelstrom nicht momentan in voller Stärke entwickelt ist, sondern einer gewissen, sehr kurzen Entwicklungszeit bedarf (Hermann). Die einmal geschaffene Demarkationsfläche rückt in der Faser allmählich vor, was sich durch die Säurung (s. unten) nachweisen lässt (du Bois-Reymond), so dass der Demarkationsstrom bis zur völligen Erstarrung der verletzten Faser bestehen bleibt.

Die Aktionsströme unverletzter Fasern sind phasischer Natur; im Tetanus kommt bei gewöhnlicher (nicht rheotomischer) Beobachtung nur die algebraische Summe beider Phasen zur Beobachtung, welche im ganz normalen Muskel Null ist, so dass nur durch Ermüdung oder Absterben dekrementielle tetanische Aktionsströme auftreten. Bei künstlichem Querschnitt, wo die zweite Phase ganz wegfällt (s. oben), besteht der Aktionsstrom lediglich in einem dem Demarkationsstrom entgegengesetzten Strom, welcher sich als negative Schwankung desselben darstellt. Bei direkter Totalreizung unversehrter Muskeln tritt überhaupt keinerlei Aktionsstrom auf (Hermann).

Der idiomuskuläre Wulst (p. 275) verhält sich negativ gegen die ruhenden Fasertheile (Czermak); ebenso verhält sich ein mit Veratrin (p. 270) lokal vergifteter Faserabschnitt nach jeder Zuckung, da die Erregung im vergifteten Theil länger persistirt (Biedermann).

An Muskeln von unregelmässigem Bau, wie der Gastrocnemius, lassen sich bei gehöriger Berücksichtigung der Faserlage, der Nerveneintrittsstellen und der Ableitungsbedingungen ebenfalls alle bekannten Erscheinungen vollständig erklären.

Die Eigenschaft, auf partielle Tödtung elektromotorisch zu reagiren, und zwar mit Negativität der absterbenden Substanz, kommt allen protoplasmatischen Gebilden im Thier- und Pflanzenreich zu (Hermann). So ist an Pflanzen jede verletzte Stelle negativ gegen die unversehrte Oberfläche (Buff, Hermann), ebenso an thierischen Organen aller Art, Drüsen, Knochen etc. (Matteucci), jedoch nur solange sie ungeronnenes Blut enthalten (Hermann), vor Allem aber am Nerven (s. d.). Vielzellige Gebilde, z. B. Pilze, wirken nur bis zum völligen Absterben der angeschnittenen Zellen (Hermann); ebenso pleiomere Muskeln, wie Herz, glatte Muskeln und Nerven (Engelmann). Auch die Haut- und Sekretionsströme (p. 146) sind auf das gleiche Prinzip zurückführbar; sie beruhen auf Negativität des sich schleimig oder hornig metamorphosirenden Zellantheils gegen den noch protoplasmatischen (Hermann).

Die Analogie im elektromotorischen Verhalten des erregten und des absterbenden (erstarrenden) Faserinhalts stellt sich neben zahlreiche andere Analogien dieser beiden Muskelveränderungen.

Auch morphologische Prozesse sind mit elektromotorischen Wirkungen verbunden. Z. B. ist an keimenden Pflanzensamen das Würzelchen, sowie die Blättchen negativ gegen die Kotyledonen (Hermann, Müller-Hettlingen).

Anhang. Hier sei erwähnt, dass die trockene Haut, die Haare etc. durch Reibung Anlass zu statischen elektrischen Ladungen, ja zur Funkenbildung geben können. Federn werden beim Schwingen in Luft positiv; beim Reiben an einander nehmen Federn und Haare bestimmte Spannungen an, welche möglicherweise für die geordnete Lage des Gefieders und Pelzes von Bedeutung sind (Exner).

8. Chemie und chemische Erscheinungen des Muskels.

a. Die chemische Zusammensetzung.

Das käufliche Fleisch reagirt meist sauer. Die Reaktion des frischen ruhenden Muskels ist aber neutral, oder durch die Bespülung mit alkalischen Säften (Lymphe) schwach alkalisch (Enderlin, v. Bibra, du Bois-Reymond). Das Fleisch enthält folgende Bestandtheile:

1. eine Anzahl von gelösten Eiweisskörpern, bei 45—70° gerinnend; der bei 60—70° gerinnende ist gewöhnliches Albumin;

2. unlösliche Eiweisskörper und Albuminoide (Kollagen, Elastin etc.), letztere zum Theil nicht der eigentlichen Muskelfaser, sondern dem Bindegewebe, Sarkolemm etc. angehörig; dies gilt auch von den sehr variablen Fettmengen;

3. verschiedene Kohlehydrate, nämlich Glykogen (Nasse), in besonders grosser Menge bei Embryonen und jungen Thieren (MacDonnel), daneben dessen Umwandlungsprodukte: Dextrin (Limpricht) und Traubenzucker (Meissner), wohl erst portmortal entstanden (O. Nasse); ferner Inosit in grösseren Mengen;

4. freie Säuren: hauptsächlich Fleischmilchsäure und flüchtige Fettsäuren (Ameisensäure, Essigsäure);

5. verschiedene Amidsubstanzen: Kreatin, Karnin, Hypoxanthin (Sarkin), Xanthin, Inosinsäure, zuweilen Harnsäure;

6. einen rothen Farbstoff, meist Hämoglobin (Kühne);

7. Salze, besonders Kalisalze;

8. Wasser;

9. Gase, hauptsächlich Kohlensäure; auspumpbarer Sauerstoff ist auch im lebenden Muskel nicht vorhanden (Hermann).

Die quantitative Zusammensetzung des Rindfleisches ist folgende in Procenten (Lehmann):

Wasser	70 —80	Leim	0,6 —1,9
Feste Bestandtheile	20 —26	Kreatin	0.07—0,14
Unlösliche Eiweisskörper (darunter Myosin, Sarkolemme etc.)	15,4—17,7	Fett	1,5 —2,3
		Milchsäure	1,5 —2,3
		Phosphorsäure	0,66—0,7
Lösliche Eiweisskörper und Kalialbuminat	2,2— 3,0	Kali	0,5 —0,54
		Andere Aschenbestandtheile	0,17—0,26

Vorstehendes sind die Bestandtheile des todten Muskels. Der lebende lässt sich nicht chemisch untersuchen, weil jede Verarbeitung, schon die Zerkleinerung, durch Reizung und Todtenstarre Veränderungen mit sich bringt.

b. Der Stoffumsatz in der Ruhe.

Wie alle Gewebe zeigt der Muskel eine beständige Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureabgabe, welche sich durch die Umwandlung des zuströmenden arteriellen Blutes in venöses zu erkennen giebt.

Auch an ausgeschnittenen Muskeln lässt sich eine Sauerstoffaufnahme und eine Kohlensäureausgabe nachweisen (du Bois-Reymond, G. Liebig); die Prozesse finden auch in entbluteten Muskeln statt, sind also nicht dem Blute der Muskelgefässe, sondern der Muskelsubstanz selbst zuzuschreiben.

Da jedoch starre Muskeln an der Luft denselben Gaswechsel zeigen, wie lebende (Hermann), so ist derselbe jedenfalls zum überwiegend grössten Theil nicht einem funktionellen Prozess, sondern einer fauligen Zersetzung zuzuschreiben, welche namentlich die Oberfläche des Muskels, und ganz besonders die freiliegenden Querschnitte ergreift; die Grössen des Gaswechsels sind in der That um so bedeutender, je grösser die Oberfläche, und je mehr sich der Muskel der eigentlichen Fäulniss nähert. Vgl. auch p. 289.

Das Sauerstoff-Anziehungsvermögen des Muskels kann durch reduzirende Wirkungen nachgewiesen werden (Grützner, Gscheidlen).

c. Der Stoffumsatz bei der Erstarrung.

Schon oben ist erwähnt, dass die Erstarrung mit der Abscheidung eines Gerinnsels im flüssigen Faserinhalt verbunden ist. Letzteren erhält man möglichst unverändert (Kühne): 1. durch Auspressen der Muskeln, nach Entfernung des Blutes durch Ausspritzen der Gefässe mit $^1/_2$ bis 1 procentiger Kochsalzlösung; 2. durch Gefrierenlassen entbluteter Muskeln, Zerkleinerung mit abgekühlten Instrumenten und Filtration bei wenig über 0°, am besten nach Verdünnung mit abgekühlter Kochsalzlösung. Die so erhaltene trübe, neutrale oder schwach alkalische Flüssigkeit, das Muskelplasma, gerinnt von selber, um so schneller, je höher die Temperatur; zuerst gleichmässig gallertartig, so dass man den Vorgang nur am Zähwerden und am Nichtausfliessen beim Umkehren des Gefässes bemerkt; später zieht sich das Gerinnsel

(Myosin, p. 36) unter Bildung von Flocken und Fetzen zusammen, wobei die Masse sich stark trübt; hierbei wird eine saure Flüssigkeit frei (Muskelserum).

Zu diesen Versuchen eignen sich am besten Froschmuskeln, jedoch gelingen sie auch an Warmblütermuskeln (Halliburton). Die Gerinnung wird von Einigen, der Fibringerinnung des Blutes analog, von einer „myosinogenen" Substanz und einem „Myosinferment" hergeleitet, jedoch mit zweifelhaftem Rechte.

Weiter ist festgestellt, dass die Reaktion des starren Muskels sauer ist (du Bois-Reymond); die entstehende freie Säure ist wahrscheinlich Milchsäure. Auch eine Kohlensäurebildung findet beim Erstarren Statt, der Kohlensäuregehalt der Muskelsubstanz ist nämlich viel kleiner, wenn der Muskel durch siedendes Wasser ohne Erstarrung getödtet ist, als wenn er zum Erstarren Zeit hatte (Hermann). Auch eine Abnahme des Glykogengehalts beim Erstarren wird behauptet (O. Nasse).

Die Erstarrung ist hiernach mit komplizirten chemischen Umsetzungen verbunden, welche noch nicht völlig übersehbar sind. Wird ein lebender Muskel in siedendes Wasser geworfen, so koaguliren zwar seine Eiweissstoffe und er verkürzt sich beträchtlich, es findet aber keine Säurung statt (du Bois-Reymond), und ebensowenig die anderen eben erwähnten Prozesse. Zum Erstarren gehört also längeres Verweilen auf Temperaturen unter 40°; dicke Muskeln können beim Brühen in ihren inneren Schichten erstarren, weil sie hier nicht sogleich Siedehitze annehmen.

d. Der Stoffumsatz bei der Thätigkeit.

Der Stoffumsatz des arbeitenden Muskel hat als nothwendiges chemisches Substrat der Arbeit ein ganz besonderes Interesse. Bei der ersten Untersuchung dieser Art wurde festgestellt, dass von zwei Portionen ausgeschnittener Muskeln diejenige, welche nach dem Ausschneiden anhaltenden Reizungen ausgesetzt war, eine andre chemische Zusammensetzung hatte als die in Ruhe gebliebene; das Wasserextrakt war bei jener vermindert, das Alkoholextrakt vermehrt (Helmholtz).

Die nächste feststellbare Thatsache war, dass die Athmung des Muskels durch die Thätigkeit erhöht wird. Zuerst wurde dies an dem Gaswechsel des Gesammtorganismus beobachtet (Regnault & Reiset), dann auch am isolirten Muskel (Matteucci, Valentin, Hermann), und endlich auch durch die Untersuchung des den Muskel natürlich oder künstlich durchströmenden Blutes und seiner Gase (Ludwig mit Sczelkow und Schmidt). Der respiratorische Quotient des Muskels und des Gesammtorganismus wird durch Arbeit vergrössert.

Nach Bestimmungen am Blute des Pferdemuskels soll der Gaswechsel bei der Thätigkeit über 20 mal so gross sein als in der Ruhe (Chauveau & Kaufmann). Aus der Mehrproduktion an CO_2 während bestimmter Arbeiten des Menschen berechnet sich, wenn man Zuckerverbrennung zu Grunde legt, dass nur etwa $^1/_8$ der Energie als Arbeit auftritt (Hanriot & Richet); vgl. jedoch p. 293.

Die Reaktion des Muskels wird durch Anstrengung sauer (du Bois-Reymond), wie es scheint durch Bildung von Milchsäure.

Endlich soll der Glykogengehalt der Muskeln durch Thätigkeit sich vermindern (Brücke & Weiss, Chandelon u. A.).

Andere Angaben, über Verminderung des Eiweissgehaltes durch die Arbeit, über Bildung von Kreatin und anderen N-haltigen Extraktivstoffen, über Bildung oder Verbrauch von Zucker, Fetten, Fettsäuren u. dgl., sind theils unrichtig, theils betreffen sie inkonstante, an die Arbeit nicht nothwendig gebundene Zersetzungen. Sind die arbeitenden Muskeln noch im Kreislauf, so werden Stoffwechselprodukte weggeführt, und die Vergleichung der Muskeln mit den ruhenden ergiebt dann Resultate, welche den obigen, jedoch nur scheinbar, widersprechen.

Die angeführten Umsetzungen liefern noch kein befriedigendes Bild von dem der Muskelarbeit zu Grunde liegenden chemischen Prozess. Da durch direkte Vergleichung ausgeruhter und angestrengter Muskeln sich nicht mehr hat entnehmen lassen, so hat man den Gesammthaushalt ruhender und arbeitender Thiere und Menschen verglichen. Ausser der schon erwähnten Steigerung des Gaswechsels beobachtete man vielfach eine Erhöhung des Eiweisskonsums (der Harnstoffausscheidung) durch die Arbeit. Man nahm daher an (Liebig u. A.), dass die Arbeit wesentlich Eiweiss verzehre, und letzteres daher die eigentliche Arbeitskost (dynamogene Nahrung) sei, während die N-freien Nährstoffe nur zur Wärmebildung dienen (thermogene Nahrung). Dass der Muskel aus Eiweiss besteht, wurde als zweiter Beweis hinzugefügt; mit Unrecht, denn die Dampfmaschine verzehrt nicht ihr eigenes Metall, sondern Brennmaterial. Aber vor Allem ist die Erhöhung des Eiweisskonsums durch die Arbeit bis in die neueste Zeit streitig. In vielen Fällen fehlte sie (Voit u. A.), in anderen war sie ebenso sicher vorhanden (Pavy, Argutinski u. A.). Entweder also rührt sie in den letzteren Fällen von Nebenumständen, z. B. Abnutzung des Muskels durch ungewöhnliche Anstrengung, gesteigerte Eiweissaufnahme u. dgl. her, oder sie ist in den ersteren nur dadurch verdeckt, dass wegen Eiweissmangels andere Organe zu Gunsten des Muskels ihren Eiweisskonsum vermindert haben (Pflüger).

Gegen die Theorie von der dynamogenen Bedeutung der N-haltigen, und der thermogenen der N-freien Nährstoffe sind noch folgende Umstände angeführt worden (M. Traube): 1. Auch bei sehr stickstoffarmer (pflanzlicher) Kost kann bedeutende

mechanische Arbeit geleistet werden; die meisten Arbeitsthiere sind Pflanzenfresser, die Bienen sind bei blosser Honignahrung fortwährend in Bewegung. 2. Kaltblütige Thiere, und ebenso Thiere und Menschen in heissen Zonen, deren Wärmebildung somit nur gering zu sein braucht, leben dennoch zum grossen Theil von stickstoffarmer Pflanzenkost. 3. Fleischfresser haben trotz ihrer geringen Aufnahme an stickstofflosen Stoffen dennoch eine genügende Wärmeproduktion, auch ohne etwa durch reichliche mechanische Arbeit sich die nöthigen stickstofflosen Spaltungsprodukte zu verschaffen. Endlich hat sich direkt ergeben, dass die in einer bestimmten Zeit verbrauchten Eiweisskörper (aus der Harnstoffausscheidung berechnet) auch nicht entfernt ausreichen, um die in derselben Zeit geleistete Arbeit zu erklären, selbst wenn man ihre Verbrennungswärme übertrieben hoch annähme (Fick & Wislicenus, Frankland); hiermit steht im Einklang, dass in Gebirgsgegenden die Bewohner für anstrengende Touren als Proviant nur Speck und Zucker mitzunehmen pflegen.

e. Natur der chemischen Prozesse im Muskel.

Obwohl vor Entscheidung der letzterwähnten Frage von einer Erkenntniss des chemischen Prozesses bei der Muskelarbeit nicht die Rede sein kann, lässt sich doch in einer gewissen Richtung etwas tiefer in seine Natur eindringen. Jener Prozess hat nämlich offenbar tiefe Analogien mit demjenigen bei der Erstarrung. Ja die Mengen freier Säure und der Kohlensäure, welche ein isolirter Muskel bei der Erstarrung bildet, fällt genau um so viel kleiner aus, wie er vor der Erstarrung durch Kontraktion gebildet hat (J. Ranke, Hermann). Man muss hieraus schliessen, dass bei Kontraktion und Erstarrung die gleiche Substanz zur Zersetzung kommt, und der isolirte Muskel einen bestimmten Vorrath derselben enthält.

Obgleich der Muskel keinen auspumpbaren Sauerstoff enthält, kann er ohne Blutzufuhr in O-freien Atmosphären und im Vakuum sowohl zahlreiche Kontraktionen vollziehen als auch todtenstarr werden. Der chemische Prozess, welcher bei diesen beiden Akten sich vollzieht, ist also keine Oxydation, sondern eine Spaltung, bei welcher, wie die freiwerdende Kraft beweist, stärkere Affinitäten gesättigt werden (Hermann). Da der sich selbst überlassene Muskel beständig Kohlensäure bildet, so darf vermuthet werden, dass der gleiche Spaltungsprozess schon in der Ruhe langsam abläuft, und zur Erstarrung führt, wenn der Vorrath der spaltbaren Substanz erschöpft ist, dass ferner Wärme und plötzliche Reize den Spaltungsprozess beschleunigen. Die krafterzeugende (inogene) Substanz muss wegen der Kohlensäure- und Milchsäurebildung kohlenstoffhaltig sein; manche vermuthen dieselbe in dem Glykogen; indess geht die Milchsäure nicht aus dem Glykogen hervor, da auch glykogenfreie Muskeln bei der Starre Milchsäure bilden. Jedenfalls muss die krafterzeugende Substanz oder eine Vorstufe der-

selben durch das Blut zugeführt werden, da nur dies die Erschöpfung des Muskels verhindern kann. Da aber nur arterielles Blut diese Eigenschaft hat, muss weiter geschlossen werden, dass auch Sauerstoff sich an dem beständigen Ersatz der fraglichen Substanz betheiligt, also eine oxydative Synthese vorliegt. Ausserdem gehört zur Erhaltung des Muskels die Fortschaffung der Umsatzprodukte (Kohlensäure, Milchsäure) durch das Blut.

Dass auch Eiweiss bei der Muskelarbeit betheiligt ist, wird schon dadurch wahrscheinlich, dass beim Erstarren eine Myosingerinnung stattfindet, und die Mechanik der Verkürzung doch nur an die Formbestandtheile der Faser geknüpft sein kann, welche aus Eiweiss bestehen. Sollte aber ein wirklicher Konsum von Eiweiss bei der Arbeit nicht stattfinden (s. oben), so könnte man doch annehmen, dass die spaltbare inogene Substanz — deren man bei ihrer fast explosiven Zersetzlichkeit nicht habhaft werden kann — auch Eiweiss enthält, das sich (als Myosin) abspaltet, aber bei der restitutiven Synthese (s. oben) wieder zur Verwendung kommt. Die Ermüdung könnte als Zurückbleiben der Restitution hinter der Spaltung betrachtet werden, wobei vielleicht das abgespaltene Eiweiss definitiv verbraucht wird (Abnutzung des Muskels).

Das was hier als Spaltung bezeichnet ist, wird auch als „Dissimilation", und der restitutive Vorgang als „Assimilation" bezeichnet (Hering). Die gegenseitige Unabhängigkeit beider Prozesse dokumentirt sich in der Veränderlichkeit des respiratorischen Quotienten und in seiner Zunahme bei der Arbeit (Hermann). In der Arbeit ist das Restitutionsbedürfniss besonders gross, die Beschleunigung der Blutzufuhr daher sehr zweckmässig.

9. Zur Theorie der Muskelthätigkeit.

Die wesentliche Eigenschaft des Muskels ist die Fähigkeit, jeden Augenblick in den verkürzten Zustand übergehen zu können, aus demselben aber sogleich wieder in den gewöhnlichen zurückzukehren. Sehr bemerkenswerth ist es, dass die letztere Eigenschaft durch jede Schädigung des Muskels am meisten leidet (vgl. p. 270, 275), und dass der natürliche Tod des Muskels ebenfalls mit einer vorübergehenden (p. 290) Verkürzung verbunden ist. Es ist daher gerechtfertigt, die Verkürzungsrückstände durch abnorme Reize, Ermüdung, Absterben, Veratrin u. dgl. als Uebergangszustand zur Todtenstarre aufzufassen, und überhaupt die zahlreichen Analogien zwischen Kontraktion und Erstarrung (Formänderung mit Wärmebildung, Nega-

tivität, Säurung, Kohlensäure-Produktion) zum Ausgangspunkt weiterer Betrachtung zu machen (HERMANN).

Das Problem der Verkürzung selbst, sowohl bei Reizung wie bei der Todtenstarre, ist als ein wesentlich morphologisches der Lösung vermuthlich noch sehr fern. Auch der Umstand, dass bei der Erstarrung eine Koagulation stattfindet, und jedes gefaserte eiweisshaltige Gewebe (Sehnen, Nerven, Fibrinflocken etc.) sich bei der Koagulationstemperatur des Eiweisses in der Faserrichtung verkürzt (HERMANN), fördert das Verständniss wenig, da erstens diese Gerinnungsverkürzung selbst noch nicht erklärt, und zweitens bei der gewöhnlichen Kontraktion eine Gerinnung nicht nachgewiesen ist. Sollte aber auch eine solche stattfinden, und dadurch die Verkürzung erklärbar sein, so wäre doch noch ihr Wiederverschwinden zu erklären. Endlich die Fortleitung der Erregung längs der Faser, ein Vorgang, welcher der Nervenleitung genau entspricht, sowie der Uebergang der Erregung von Nerv auf Muskel, bilden eine weitere Reihe ungelöster Fragen.

Gewöhnlich betrachtet man als die unmittelbare Ursache der Verkürzung eine Anziehung von Theilchen in der Längsrichtung des Muskels, ohne dass aber diese Theilchen und die Natur der Anziehungskraft ermittelt wären. Gegen solche Theorien wurde früher der SCHWANN'sche Versuch (p. 277) geltend gemacht, nach welchem die Muskelkraft mit zunehmender Verkürzung abnimmt, während Anziehungskräfte mit der Annäherung der Theilchen wachsen. Indess würde auch eine auf (z. B. elektrodynamischer) Anziehung beruhende verkürzungsfähige Vorrichtung das SCHWANN-sche Verhalten zeigen, sobald sie elastische Zwischenglieder enthält. Aber alle spezielleren Theorien müssen als theils widerlegt, theils verfrüht oder unzureichend bezeichnet werden.

Die Erschlaffung des kontrahirten Muskels wurde bisher als einfache Folge des Verschwindens der der Kontraktion zu Grunde liegenden Vorgänge angesehen, obwohl schon auf die Schwierigkeit hingewiesen war, welche in der zeitlichen Beschränkung eines einmal ausgelösten selbstthätigen chemischen Prozesses liegt, solange die Ingredientien nicht erschöpft sind (HERMANN). Neuerdings erblicken Einige in der Erschlaffung die Wirkung eines dem kontraktilen entgegengesetzten chemischen Prozesses, wofür gewisse hier nicht berücksichtigte thermische und mechanische Erscheinungen angeführt werden (FICK, v. KRIES u. A.).

Für die Fortleitung der Erregung spielt vermuthlich der Aktionsstrom eine wesentliche Rolle (s. beim Nerven). Wichtig ist, dass die Negativität der erregten Stelle früher eintritt als ihre Verkürzung (vgl. p. 302). Auch für die Wirkung des Nervenendorgans sind, ausgehend von einer oberflächlichen Aehnlichkeit desselben mit der elektrischen Platte der Zitterfische (Kap. X.), Theorien ausgebildet worden, welche darauf hinauslaufen, dass dasselbe der Faser einen elektrischen Schlag ertheile („Entladungshypothesen" von KRAUSE, KÜHNE, DU BOIS-REYMOND).

II. Die glatten Muskeln.

Die Physiologie der glatten Muskeln ist weit weniger studirt, als

die der quergestreiften. Von kaltblütigen Thieren wird hauptsächlich der Froschmagen, von Warmblütern Darm, Ureter, Blase, Retractor penis zur Untersuchung benutzt. Diese Organe enthalten aber ausser den Muskelfasern und zahlreichen Nerven auch viele Ganglienzellen, so dass sich automatische und reflektorische Erscheinungen einmischen.

Bei der Untersuchung im polarisirten Lichte zeigen sich die glatten Muskelfasern in ganzer Ausdehnung doppeltbrechend, mit längsliegender optischer Axe (Brücke).

Die Verkürzung der glatten Muskeln auf direkte oder indirekte Reizung (letztere z. B. mittels der Gefäss- und Irisnerven) ist so träge, dass man ohne weitere Hülfsmittel ein langes Latenzstadium, ferner die Verkürzung und die Wiedererschlaffung beobachten kann; Kurven lassen sich leicht gewinnen, und zeigen ausser dem gestreckten Verlauf ähnliches Verhalten wie die der quergestreiften Muskeln. Die Latenzzeit beträgt 0,4—0,8 sek. (Capparelli, Sertoli), die Dauer der ganzen Kontraktion wird zu 1 bis 3 Minuten angegeben (Sertoli). Kälte verlängert, Wärme verkürzt diese Vorgänge. Lokal erregte Verkürzungen pflanzen sich sehr langsam (20—30 mm p. sek.) im glatten Muskelgewebe nach allen Richtungen fort, gehen also von einer Faserzelle auf die benachbarte über (Engelmann, Biedermann).

Bei Thieren, welche nur glatte Muskeln besitzen, zeigen die der Fortbewegung etc. dienenden weit energische Kontraction als die der Eingeweide (de Varigny); es herrscht also hier noch grössere Mannigfaltigkeit als bei den quergestreiften. Die Kraft der glatten Muskeln ist sehr beträchtlich, z. B. bei Längsmuskeln von Würmern bis 15,7 Kilo (Camerano); der Froschdarm kann Drücke von 1—1½ m Wasser überwinden (Santesson); enorm ist die Kraft des dickmuskeligen Uterus.

Die Reize sind im Wesentlichen dieselben wie für die quergestreiften Muskeln; für elektrische Reize gilt das polare Erregungsgesetz (Engelmann). Einzelne Induktionsschläge sind oft wirkungslos und erst Wiederholung derselben macht eine Kontraktion, welche mit der Reizfrequenz zunimmt; bei langsamem Tempo tritt Tetanus ein. Wiederholte Reizung (6 Min. Intervall) macht anfangs Zunahme der Kontraktionen (P. Schultz). Konstante Ströme machen zuweilen rhythmische Kontraktionen, welche jedoch auch spontan vorkommen und möglicherweise von Ganglienzellen herrühren; ebenso die dyspnoischen Kontraktionen (Arterienverschluss, Erstickung). Dehnung erhöht die Erregbarkeit, ebenso Wärme. Plötzlicher Temperaturwechsel wirkt als Reiz (Sertoli). Ausserdem sieht man häufig durch Kälte Verkürzungen, durch Wärme Verlängerungen auftreten. Ueber das galvanische Verhalten s. p. 297.

Bei der Applikation von Strömen auf glattmuskelige Organe sind die Erscheinungen ausser durch die schon angeführten Umstände auch dadurch komplizirt, dass meist eine Längs- und eine Ringmuskellage vorhanden ist. Doch ergiebt sich aus der Gesammtheit der Beobachtungen (SCHILLBACH, FÜRST, BIEDERMANN u. A.), dass die Abweichungen vom polaren Erregungsgesetz nur scheinbare sind.

Unter Umständen sieht man tonisch kontrahirte glatte Muskeln auf Reizung ihrer Nerven oder einzelner derselben erschlaffen (PAWLOW, BIEDERMANN). Ob diese Wirkung auf Hemmung intramuskulärer Centra, oder auf einer direkten erschlaffenden Muskelveränderung beruht, bedarf weiterer Untersuchung. (Vgl. auch p. 284, 286.)

Die chemischen Bestandtheile der glatten Muskelfasern sind anscheinend dieselben, wie die der quergestreiften. Auf spontan gerinnbare Substanzen darf man aus der auch hier auftretenden Todtenstarre schliessen. Die Reaktion wurde im Muskelmagen der Vögel stets neutral oder alkalisch gefunden (DU BOIS-REYMOND); da aber am Uterus (SIEGMUND), ferner an dem stets kontrahirten Schliessmuskel der Muscheln (BERNSTEIN) saure Reaktion beobachtet ist, so findet wahrscheinlich auch hier bei Thätigkeit und Starre Säurebildung statt, welche nur im letzteren Falle bei der Langsamkeit des Vorganges durch das Alkali der Fäulniss verdeckt werden kann.

III. Die kontraktilen Zellkörper.

Die kontraktile Substanz kommt ausser in Form des Muskelgewebes auch in freien membranlosen Konglomeraten vor, und bildet dann feinkörnige, meist mikroskopisch kleine Massen von sehr wechselnder Form, welche Kerne einschliessen, und deren Substanz man als Protoplasma bezeichnet. Solche kontraktile Massen sind: die ganze Leibessubstanz vieler nackter oder mit Panzer versehener niederer Thier- und Pflanzenformen (Amöben, Rhizopoden, Myxomyceten etc.), die farblosen Blutkörperchen und die ihnen analogen Bindegewebs-, Lymph-, Milz-, Schleim-, Eiterkörperchen der höheren Thiere; der Inhalt vieler Pflanzenzellen.

Geschichtliches. Die Bewegung der Amöben entdeckte RÖSEL VON ROSENHOF 1755, die Protoplasmabewegung und Körnchenströmung der Rhizopoden DUJARDIN 1835. Bewegung freier Zellen in höheren thierischen Organismen wurde zuerst 1846 von WHARTON JONES an den farblosen Blutkörperchen der Rochen beobachtet, dann 1850 von DAVAINE an denjenigen des Menschen. Später wurden diese Bewegungen namentlich von LIEBERKÜHN, HÄCKEL, M. SCHULTZE (heizbarer Objekttisch 1865) und an den Wanderzellen des Bindegewebes von v. RECKLINGHAUSEN und KÜHNE untersucht. Die Protoplasmabewegungen der Pflanzen wurden von B. CORTI 1772 an Chara, 1827 von MEYEN an Vallisneria, und 1831 von ROB. BROWN an Tradescantia entdeckt.

Die beobachteten Bewegungen sind: 1. Amöboide Bewegung, d. h. Aussenden und Wiedereinziehen einfacher oder sich verzweigender Fortsätze, wodurch das Gebilde aktiv wandern, und ferner fremde Körnchen in sich aufnehmen kann. 2. Fädchenströmung, die Ausläufer sind hier feine lange Fäden (Pseudopodien), ebenfalls wieder einziehbar, mit einer strömenden Bewegung der Körnchen, welche zum Theil über die Oberfläche hervorragen. 3. Glitschbewegung, d. h. gleitende Bewegung einer oberflächlichen körnerfreien Schicht, durch welche das Gebilde sich fortbewegen kann. 4. Bei Pflanzen finden sich ausser Fädchenströmungen in Strängen, welche die Zellen durchziehen, auch rotirende Bewegungen körniger Randschichten der Zellen, entweder in sich allein oder mit Hinzuziehung der durchziehenden Fäden. 5. Im Innern des körnigen Protoplasma sieht man Körnchen häufig in tanzender Molekularbewegung, ferner sieht man Bildung und Verschwinden kleiner mit Flüssigkeit oder Gas gefüllter Hohlräume (Vakuolen).

Diese Bewegungen werden durch die Temperatur stark beeinflusst; sie können nur in einem gewissen Bereiche, etwa 0 bis 40° bestehen, und werden in der Wärme lebhafter. Die obere Grenztemperatur sistirt die Bewegung bei kurzer Einwirkung nur vorübergehend, bei längerer für immer (Wärmestillstand, Wärmestarre). Eine weitere Bedingung ist die Sauerstoffzufuhr. Endlich darf die umgebende Flüssigkeit in ihrer Zusammensetzung, Koncentration und Reaktion nicht weit von der natürlichen abweichen. Destillirtes Wasser, fast alle Salze, Alkohol etc. heben sie auf, ebenso stark alkalische, besonders aber saure Reaktion. Spezifisch lähmend wirken manche Alkaloide, bes. Chinin (Binz).

Die meisten Protoplasmabewegungen sind automatisch, der Isolation der Gebilde entsprechend. Bei einigen festliegenden ist Nerveneinfluss behauptet worden, und bei den Pigmentzellen der Amphibienhaut sicher vorhanden, ja es scheint kontrahirende und erschlaffende Nerven zu geben. Künstliche Reize bewirken meist allgemeine Kontraktion mit Annäherung an die Kugelform, unter Einziehung der Ausläufer und Stillstand der Strömungen; als solche wirken elektrische Stromesschwankungen, Temperaturänderungen, Zerrung, Druck, chemische Einflüsse.

Konstante Ströme wirken auf in Wasser suspendirte Protoplasmen (Amöben etc.) oft polar verschieden (Kühne, Verworn), und zwar zuweilen an der Anode reizend, an der Kathode erschlaffend. Mehrfach wird angenommen, dass sowohl eine kontraktorische als eine expansorische Erregung stattfindet (Verworn); jedoch könnte die p. 282 angegebene Erscheinung betheiligt sein. Die Pseudopodien desselben Individuums konfluiren häufig, nie aber diejenigen verschiedener (Jensen).

Die sternförmigen Pigmentzellen (Chromatophoren) in der Haut der Amphibien und anderer Thiere sind kontraktil; je ausgebreiteter ihre Fortsätze, um so dunkler, je mehr eingezogen, um so heller wird die Haut. Hierauf beruht die grosse Variabilität der Hautfarbe dieser Thiere. Lähmungszustände des Thieres bewirken Ausbreitung und Dunkelheit, erstere ist also anscheinend der Ruhezustand. Reizung der Centra oder Hautnerven bewirkt häufig Kontraktion und Hellwerden (Brücke, v. Wittich u. A.), ebenso Sauerstoffmangel (Lister, Biedermann). Das Licht, welches bei manchen die gleiche Wirkung hat, — Chamäleonen werden im Gegentheil im Dunkeln hell (Brücke), ebenso Froschlarven (Hermann) — wirkt theils reflektorisch, theils direkt ein (Bimmermann, Dutartre, Steinach). Die einzelnen Farben wirken verschieden.

IV. Die Flimmer- und Samenkörperbewegung.

Die Flimmerbewegung wurde 1683 von de Heide an den Kiemen der Muscheln zuerst gesehen, und dann von verschiedenen Beobachtern das mannigfache Vorkommen in der Thierreihe aufgefunden. Die wichtigste zusammenfassende Darstellunge ist die von Purkinje & Valentin 1835. Ueber die Entdeckung der Samenkörperbewegung s. Cap. XIII.

Beim Menschen kommt die Flimmer- oder Wimperbewegung vor: 1. auf der ganzen Respirationsschleimhaut mit ihren direkten Fortsetzungen, d. h. Nasenschleimhaut (mit Ausnahme der Regio olfactoria), Nebenhöhlen der Nase, Thränenkanal und Thränensack; Cavum pharyngonasale, Tuba und Paukenhöhle; Kehlkopf (mit Ausnahme der Stimmbänder), Luftröhre, Bronchien (bis an die Alveolen); 2. auf der inneren Genitalschleimhaut, nämlich Uterus, Tuben, Parovarium; Epididymis. Bei niederen Wirbelthieren flimmern auch Theile des Verdauungsschlauches, im Larvenzustand bisweilen auch die äussere Körperoberfläche, ebenso bei vielen Infusorien, z. B. Paramaecium. Die oberflächliche Epithelschicht jener Flächen ist mit feinen strukturlosen Härchen (Flimmercilien) dicht besetzt, welche unaufhörlich hin und her schwingen. Schleim, Wasser, Staub, das Ovulum etc. werden dabei in einer bestimmten Richtung fortgeschoben, offenbar weil die Schwingung in einer Ebene geschieht und nach der einen Richtung schnellerer Ausschlag stattfindet als nach der anderen. Abgelöste Flimmerzellen rudern sich durch die Cilien selber fort, ebenso niedere mit Cilien bedeckte Organismen, und Stücke von Flimmerhäuten, welche man auf die Flimmerseite legt. Dasselbe gilt von den Samenkörpern, welche als ein Körper mit einer einzigen Cilie zu betrachten sind. Die Schwimmplättchen an den Rippen der Ktenophoren verhalten sich wie kolossal entwickelte Flimmercilien (Chun, Verworn).

Legt man auf eine Flimmerhaut in passender Richtung eine leichte in Lagern drehbare Walze, so geräth dieselbe in Rotation, welche, an einem Zeiger beobachtet

(Calliburces) oder mittels galvanischer Kontakte desselben registrirt (Engelmann), zur Beobachtung der Energie und verschiedener Einflüsse dienen kann. Die Kraft der Flimmerbewegung ist nicht unbedeutend; sie kann Lasten von über 3 g pro Qu.-mm horizontal fortbewegen (Wyman). Paramaecien, welche im Wasser stets die Oberfläche aufsuchen, können durch gewisse Grade von Centrifugalkraft hieran gehindert werden, woraus sich ableiten lässt, dass der Flimmerapparat sein 368faches Gewicht bewältigen kann (Jensen). Bei schräger oder vertikaler Aufwärtsbewegung einer Flimmerhaut kann 1 Qu.-cm p. Minute 6,8 g-m Arbeit leisten, oder die Zellen ihr eigenes Gewicht über 4 m hoch heben (Bowditch).

Die Flimmerbewegung ist automatisch, vom Nervensystem unabhängig, und kann nach dem Tode des Thieres noch lange bestehen bleiben. Doch pflanzen sich die Schwingungsphasen wellenförmig über das Epithel fort, es findet also eine Art Erregungsleitung von Zelle zu Zelle statt. Letzteres bestätigt sich dadurch, dass lokale Abtödtung des Flimmerepithels das Flimmern auch in der in der Fortpflanzungsrichtung angrenzenden Strecke aufhebt (Grützner); die Fortleitung beruht nicht auf mechanischem Anstoss, denn sie geht auch über ruhig bleibende (z. B. abgekühlte) Strecken hinweg (Grützner & Kraft). Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit wird zu mindestens 0,5 mm p. sek., die Schwingungszahl eines Härchens zu mindestens 6—8 p. sek. angegeben (Engelmann).

Die Bedingungen der Bewegung sind fast genau dieselben wie für die Protoplasmabewegung: Erhaltung der Koncentration der Flüssigkeit, Sauerstoffzutritt (Kühne), mittlere Temperatur; Wärme wirkt beschleunigend (Calliburces), ebenso Stromesschwankungen (Kistiakowsky), mechanische Anstösse (Kraft), viele Chemikalien. Sehr niedrige und sehr hohe Temperaturen bewirken einen Stillstand, der bei normaler Temperatur wieder aufhört: Kälte- und Wärmetetanus (Roth); bei 45° erfolgt bleibender Stillstand unter Säurebildung: Starre. Sehr schädlich sind auch hier die Säuren; der Einfluss der Alkalien, spontan erloschene Flimmer- und Zoospermienbewegung wieder zu erwecken (Virchow), beruht daher vielleicht nur auf Neutralisation schädlicher Säuren (Roth). Von den Salzen sind, abweichend vom Muskel, die Natronsalze schädlicher als Kali- und Ammoniaksalze (Weinland).

Die Flimmerbewegung ist noch unerklärt: das aktive Element scheint im Protoplasma zu liegen, während die Cilien nur passiv bewegt werden; es liegt also eine besondere Form der Protoplasmabewegung vor.

Die flimmernden Häute (Rachenschleimhaut des Frosches) haben eine von aussen nach innen gerichtete elektromotorische Kraft (Engelmann), welche aber auch den nicht flimmernden Häuten und Schleimhäuten zukommt (vgl. p. 145f.).

Achtes Kapitel.
Die Bewegungen des Skelets und die Lokomotion.

Geschichtliches. Das erste umfassende Werk über die Wirkung der Muskeln auf das Skelet und über das Stehen und die Lokomotion ist das schon p. 264 erwähnte von Borelli (1680). Gegenüber seiner Darstellung enthielten die Schriften von Barthez (1798) und Gerdy (1829) nichts Neues von Bedeutung. Poisson (1833) berechnete die beim Gehen geleistete Arbeit. Einen wesentlichen Fortschritt begründeten erst die Gebrüder Wilhelm und Eduard Weber durch ihre 1836 erschienene Mechanik der menschlichen Gehwerkzeuge. Seit der Mitte dieses Jahrhunderts wurde das Gebiet hauptsächlich durch anatomische Arbeiten über die Gestalt der Gelenkflächen und die Bedeutung der Bänder gefördert (H. Meyer, Langer u. A.). Durch die Einführung der graphischen Registrirung (Marey) und der Phasen-Photographie (Muybridge, Marey, Anschütz) ist das Studium der Lokomotion in ein neues Stadium getreten.

I. Die Mechanik des Skelets.

Durch Naht verbundene Knochen hat die Mechanik als ein unveränderliches Ganzes zu betrachten. Unter den beweglichen Knochenverbindungen sind zwei Formen zu unterscheiden:

1. Die Synchondrosen (Symphysen).

Die Synchondrosen werden dadurch gebildet, dass zwei einander gegenüber stehende, meist kongruente, Knochenflächen durch ein festeres oder weicheres Bindemittel, meist hyalinen oder Faserknorpel, zusammengekittet sind. Das Ausweichen des Bindemittels nach den Seiten wird meist durch eine ligamentöse Umhüllung der Verbindungstelle verhindert. Die Synchondrose ist eine elastische Knochenverbindung, welche eine bestimmte natürliche Form des Knochenkomplexes herzustellen strebt. Ihre Beweglichkeit hängt ab: 1. von der absoluten Festigkeit des Bindemittels; 2. von den Dimensionen desselben; die Beweglichkeit ist nämlich direkt proportional der Länge der Verbindung, d. h. dem Abstande der beiden Knochenflächen, und umgekehrt proportional dem Querschnitt des Bindemittels, d. h. der Grösse der Knochenflächen; 3. von der Straffheit des umhüllenden Bandes. — Meist ist die Beweglichkeit sehr gering, und Muskelzüge haben dann wenig Einfluss. Die physiologisch wichtigsten Synchondrosen sind die Rippenknorpel (s. p. 127) und die Wirbelsymphysen (s. unten sub III.).

2. Die Gelenke.

Bei den Gelenken sind die der Bewegung entgegenwirkenden Widerstände auf ein Minimum reduzirt, und daher keine selbstständige

Gleichgewichtsform des Knochenkomplexes vorhanden. Dagegen ist die Richtung der Bewegungen schon durch die Form der Gelenkverbindung mannigfach beschränkt. — Die beiden mit einander in Gelenkverbindung tretenden Knochen kehren sich zwei glatte, überknorpelte Flächen (Gelenkflächen) zu, welche durch gewisse weiter unten zu besprechende Mittel beständig in möglichst ausgedehnter gegenseitiger Berührung gehalten werden.

a. Die Formen der Gelenkflächen und die Drehaxen.

Die übersehbarsten Gelenkformen entstehen, wenn die Gelenkflächen an ihren einander berührenden Abschnitten beständig mit allen Punkten in Berührung bleiben, d. h. auf einander schleifen. Hierzu müssen sie die Gestalt von Rotationsflächen haben. Die Axe der Rotationsfläche ist dann zugleich Drehaxe, und das Gelenk ein einaxiges oder Charniergelenk (Ginglymus). Nur in dem Falle, wo die Gelenkfläche kuglig ist, kann jeder Durchmesser Drehaxe sein, das Kugel- oder Nussgelenk (Arthrodie) ist also vielaxig.

Rotationsflächen entstehen durch Rotation einer beliebig ebenen Kurve (die erzeugende genannt) um eine in ihrer Ebene liegende Grade. Die hauptsächlichsten sind: der Cylinder und der Kegel (die erzeugende Kurve ist eine Grade), die Kugel (die erzeugende ist ein Halbkreis, die Axe ihr Durchmesser), das Rotations-Paraboloid, -Ellipsoid und -Hyperboloid; durch Rotation von Bogenstücken entstehen ferner sphäroidische Flächen, wenn die Axe auf der konkaven, und sogen. Sattelflächen, wenn sie auf der konvexen Seite liegt. Durch Rotation beliebiger ebener Kurven entstehen zahlreiche drehrunde und gekehlte Formen.

Ein vollkommenes Schleifen gestatten auch die Schraubenflächen, Rotationsflächen, bei deren Entstehung die erzeugende Kurve eine dem Rotationswinkel proportionale Verschiebung parallel der Drehaxe erleidet. Bei den Schraubengelenken findet in Folge dessen mit der Drehung eine gegenseitige Verschiebung beider Knochen in der Axenrichtung Statt, wie bei einer Schraube in ihrer Mutter.

Die Bedingungen vollkommenen Schleifens sind nur bei einem Theile der Gelenke verwirklicht, und auch hier nirgends mit mathematischer Genauigkeit. Bei vielen Gelenken sind die Gelenkflächen nicht kongruent, so dass eine vollkommene und beständige Berührung unmöglich ist. Auch für die bereits besprochenen Formen sind Stellungen möglich, in welchen nur annähernde Deckung stattfindet; dadurch ist z. B. den Sattelgelenken (s. oben) ausser der Drehung um die Rotationsaxe noch eine Reihe anderer Axen gestattet, welche zu jener senkrecht gerichtet sind und durch das geometrische Centrum des rotirenden Kreisbogens gehen; vorausgesetzt, dass die eine Gelenkfläche nur einen

kleinen Theil der anderen bedeckt; solche Gelenke sind daher annähernd zweiaxig. Ueberall, wo keine unmittelbare Berührung stattfinden kann, werden die Lücken durch im Gelenke befindliche Weichtheile und Flüssigkeiten ausgefüllt.

Wenn eine vollkommene Deckung der Gelenkflächen nicht erforderlich ist, so wächst dadurch die Zahl der Gelenkformen und die Möglichkeit ihrer Bewegungen in's Unübersehbare. Auch wird es dann unmöglich, aus der blossen Form der beiden Gelenkflächen auf die Beweglichkeit zu schliessen, da die Beschränkungen derselben überwiegend von den übrigen Bestandtheilen des Gelenkes herrühren. Eine allgemeine Betrachtung dieser unregelmässigen Gelenke, deren Flächen nicht Rotationskörpern angehören, ist daher unmöglich.

Die Untersuchung der Gelenkbewegung geschieht am besten am Lebenden, weil der Tod und vollends die Skelettirung die Gelenkknorpel und selbst die Knochenformen verändert. Am vollkommensten ist es, den einen Theil festzustellen und die Bahn einzelner Punkte des anderen, welche im Dunkeln durch Funken u. dgl. leuchtend gemacht werden, photographisch zu projiciren; ist die Bahn keine ebene Kurve, so projicirt man die Bahn gleichzeitig auf zwei oder drei zu einander senkrechte Ebenen (Luce, Braune & Fischer, Marey).

b. Die Haftmechanismen.

Die beständige und möglichst innige Berührung der beiden Gelenkflächen wird durch folgende Mittel erhalten: 1. Der Raum zwischen beiden Gelenkflächen ist nach aussen abgeschlossen. Beide Knochenenden werden nämlich durch ein kurzes Rohr mit einander verbunden, das um den Umfang jedes Gelenkkopfes angewachsen ist (Gelenkkapsel); die so gebildete Höhle hat nur ein kapillares Lumen, und ist von der zähen, schlüpfrigen Gelenkschmiere (Synovia) erfüllt. Weiteres Auseinanderweichen der Knochen, als die geringe Flüssigkeitsmenge gestattet, verhindert der Luftdruck mit einer Kraft, die gleich ist dem Produkt aus dem Flächeninhalt der Sehnenfläche des schleifenden Flächenabschnitts und dem Barometerdruck für die Flächeneinheit. Diese Befestigung ist namentlich für Gelenke mit grossen Flächen von Wichtigkeit, und ferner für die Kugelgelenke, bei welchen jede andere Befestigungsweise die allseitige Beweglichkeit beschränken würde. Beim Hüftgelenk ist die kleinere Gelenkfläche (das Acetabulum) so gross, dass der Luftdruck dem Gewicht des ganzen Beins das Gleichgewicht hält, so dass letzteres auch nach Durchschneidung aller umgebenden Weichtheile und selbst der Gelenkkapsel nicht herabfällt (Gebr. Weber); der Schluss des Gelenks wird gesichert durch das elastische Labrum cartilagineum, das sich bei allen Bewegungen innig an den Schenkel-

kopf anschmiegt. Wo mangelhafte Kongruenz der Gelenkflächen einen grösseren Gelenkhohlraum nöthig macht (z. B. Kniegelenk), enthält derselbe ausser Synovia noch verschiebbare Knorpel, Fettmassen oder Bänder, welche durch die Gelenkhöhle gehen. 2. Bei fast allen Gelenken dienen ausserdem noch ligamentöse Verbindungen zur Befestigung: gespannte Bänder (meist mit der Kapsel verwachsen) oder gespannte Theile der Kapsel selbst. Da die Haftbänder eine beständige Spannung besitzen müssen, so können sie bei Charniergelenken nur an beiden Enden der Drehaxe liegen. Bei Gelenken mit nicht kongruenten Flächen werden erst durch die Insertion der Haftbänder die Drehaxen bestimmt. 3. Einen wesentlichen Beitrag liefert die Spannung und Kontraktion der umgebenden Muskeln.

c. Die Hemmungsmechanismen.

Vorrichtungen, welche die Ausgiebigkeit der Gelenkbewegungen bestimmen, sind: 1. besondere Gestaltung des Knochens; so begrenzt z. B. beim Ellbogengelenk das Anstemmen des Olekranon gegen den Sinus maximus humeri die Extension; 2. Hemmungsbänder, d. h. Ligamente, welche erst bei extremen Stellungen sich anspannen; auch bei den Gelenken mit Knochenhemmung tritt häufig schon vor letzterer eine elastische Bandhemmung ein. Ganz ähnlich können die umgebenden Weichtheile wirken (Muskeln, Sehnen, Haut). Einen Fall, wo die Haftbänder zugleich die Rolle von Hemmungsbändern spielen, liefert das Kniegelenk.

Ein Sagittalschnitt durch das Gelenkende des Femur zeigt als Begrenzung eine Spirale, deren Vektoren von hinten nach vorn an Länge zunehmen. An den Endpunkten einer quer durch deren Mittelpunkt gelegten Axe (Tuberositas condyli interni und externi femoris) sind die oberen Enden der beiden Ligamenta lateralia befestigt (das innere geht zum Condylus internus tibiae, das äussere zum Capitulum fibulae). Durch diese beiden Bänder wird das Kniegelenk zu einem unvollkommenen Charniergelenk. Dadurch aber, dass bei flektirtem Knie die kleinsten Vektoren der Spirale, bei vorschreitender Extension immer grössere in die Richtung der Bänder einrücken, wird ihre Spannung von der Flexions- zur Extensionsstellung stetig vergrössert, und eine Streckung über 180° hinaus unmöglich. Hierdurch wird zugleich bewirkt, dass die Drehung des Unterschenkels um seine Längsaxe nur in der Flexion unabhängig vom Oberschenkel möglich ist, nicht aber bei gestrecktem Bein, wo Unter- und Oberschenkel durch jene Einkeilung ein einziges Stück bilden.

II. Die Wirkung der Muskeln.

Die Muskeln sind der ausschliessliche Motor für alle Formänderungen des Körpers. Die Gleichgewichtslage der Körpertheile bei erschlaffter Muskulatur wird durch Schwere und elastische Spannung bestimmt.

Die Muskelfasern sind entweder in geschlossenen Kurven angebracht (z. B. die des Herzens, die Ringfasern der Hohlorgane), dann wird durch ihre Kontraktion nicht allein der Umfang, sondern auch der Inhalt verkleinert, wobei zugleich eine Tendenz zur Annahme der Kreisform vorhanden ist, weil diese den grössten Inhalt bei gegebenem Umfang gestattet. — Oder (bei den Skeletmuskeln meist) die Fasern sind zwischen zwei Punkten ausgespannt; diese werden dann durch die Muskelkontraktion einander genähert; ihre Verschiebungen verhalten sich umgekehrt wie die vorhandenen Widerstände; ist der eine Punkt fest, so wirkt die ganze Kraft auf den andern. Die Richtung der Verschiebung braucht nicht mit der graden Verbindungslinie beider Punkte zusammenzufallen, sie hängt ab: bei frei beweglichen Punkten nur von der Richtung des sich inserirenden Muskel- oder Sehnenstranges, die durch rollenartige Vorrichtungen sehr häufig von jener Verbindungslinie abweicht; bei Punkten von beschränkter Beweglichkeit von der Richtung, welche gestattet ist. Immer wird eine Stellung erreicht, bei welcher die Insertionspunkte des Muskels einander nähergerückt sind, wozu oft beide Punkte ganz andere Wege zurücklegen müssen als ihre grade Verbindungslinie. Ein instruktives Beispiel hierfür liefert die Wirkung der Interkostalmuskeln (p. 127 f.).

Im Allgemeinen verschiebt ein Muskel beide Knochen, an welche er sich ansetzt; so macht ein Ellbogenbeuger nicht allein Flexion im Ellbogengelenk, sondern auch Rückwärtsbewegung im Schultergelenk, ein das Knie beugender oder streckender Muskel zugleich entgegengesetzte Bewegung im Hüftgelenk, und zwar auch bei Ausschluss der Schwerewirkung (Fischer).

Beschränkte Bahn ist der gewöhnliche Fall bei den durch Gelenke verbundenen Knochen. Hier kann nur diejenige Komponente des Muskelzuges wirksam werden, welche in die augenblickliche Tangente zur gestatteten Bahn fällt, während die zur Bahn normale Komponente für die Bewegung fortfällt, d. h. durch Druck und Reibung in Wärme verwandelt wird. Bei den einaxigen Gelenken ist der Knochenpunkt gezwungen, in einer zur Drehaxe senkrechten Kreisbahn zu bleiben. Hier ist also die Zugwirkung zu zerlegen in eine bewegende (tangentiale) und eine unwirksame (gegen die Axe gerichtete) Komponente. Liegt die Zugrichtung nicht in der Ebene des Kreises, so kommt noch eine dritte Komponente längs der Axe hinzu, welche nur dann wirksam ist, wenn das Gelenk eine solche Verschiebung gestattet. Das Drehmoment einer Muskelkraft in Bezug auf eine Axe, d. h. das Produkt aus der Kraft mit dem kleinsten Abstande zwischen Kraftrichtung und Drehaxe, ist stets leicht zu übersehen.

In Fig. 50, welche zwei durch ein Charnier c verbundene Knochen ca und cb darstellt, ist dg (d_1g_1) die bewegende, und dh (d_1h_1) die unwirksame Kraftkomponente der Muskelfaser de, wenn df die Zugkraft darstellt. Man sieht, dass dg mit zunehmender Beugung zunimmt, dh dagegen abnimmt. Bezeichnet man die Kraft df mit K, so ist die wirksame Komponente

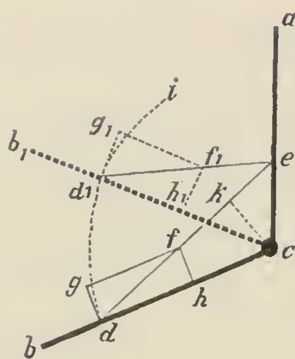


Fig. 50.

$$dg = K.\sin cde$$

und deren Moment am Hebelarm cd ist

$$K.cd.\sin cde.$$

Da aber

$$cd.\sin cde = ck,$$

so ist das wirksame Moment $= K.ck$, d. h. die Kraft multiplizirt mit dem Abstand ihrer Richtung vom Drehpunkt. Durch die Zunahme des Drehmomentes im Laufe der Kontraktion wird die Abnahme der Kraft (p. 277) vermuthlich einigermassen kompensirt (Braune & Fischer).

Wo mehrere Zugkräfte gleichzeitig auf denselben Punkt einwirken, sind dieselben nach dem Parallelogramm der Kräfte successive zusammenzusetzen, um die Resultirende zu finden. Wirkt letzterer eine gleiche und entgegengesetzt gerichtete Kraft entgegen, so bleibt der Punkt im Gleichgewicht. Ist der Punkt gezwungen, auf gegebener Bahn zu bleiben, so ist er schon dann im Gleichgewicht, wenn die Resultirende zur Bahn normal steht. — Die Zusammensetzung muss sowohl für die einzelnen Fasern desselben Muskels geschehen, um dessen resultirende Zugrichtung zu finden, als für verschiedene auf denselben Punkt wirkende Muskeln.

Wirken mehrere Muskeln nicht auf den gleichen Punkt, aber auf ein starres Punktsystem, so ist die Behandlung besonders einfach, wenn dasselbe eine feste Drehaxe, oder einen festen Drehpunkt hat (im letzteren Falle hat jeder Muskelzug eine besondere Drehaxe); man kann nämlich jetzt die Drehmomente als Längen auf die Drehaxen vom Drehpunkt aus auftragen (in positiver oder negativer Richtung je nach dem Sinne des Drehmoments) und durch Zusammensetzung dieser Längen nach dem Parallelogramm der Kräfte die resultirende Drehaxe und das resultirende Drehmoment finden.

Eine Anwendung dieses „Parallelogramms der Drehmomente" s. bei der Lehre von den Augenbewegungen. Für die Rechnung ist es bequemer statt der Drehaxe und des Drehmomentes jedes Muskels die Komponenten nach drei zu einander senkrechten Drehaxen, etwa einer vertikalen, frontalen und sagittalen, anzugeben.

Für eine verlangte Bewegung lassen sich ferner durch Rechnung diejenigen Muskelkontraktionen angeben, welche sie bewirken; hierzu muss die Bewegung unendlich klein angenommen werden, und ferner

muss, damit die Aufgabe bestimmt werde, das Minimum von Muskelanstrengung vorausgesetzt sein (es könnten z. B. zwei antagonistische Muskeln sich kontrahiren ohne auf das Resultat einzuwirken), eine Bedingung, welche auch in der Natur wahrscheinlich stets erfüllt ist.

Gleichzeitige Kontraktion der Antagonisten kommt jedoch vielfach vor. So kontrahiren sich, wenn mit hängendem Arm ein schweres Gewicht getragen wird, Beuger und Strecker des Ellbogengelenks, anscheinend um die Gelenkbänder zu entlasten (Demeny). Ferner beobachtet man vielfach bei Bewegungen ein mässigendes Eingreifen der Antagonisten. Andererseits aber scheinen sie im Gegentheil zu erschlaffen: ihre Innervation ist nämlich oft eine gekreuzte, insofern als Reizung gewisser Centra Beuger zur Kontraktion und Strecker zur Erschlaffung bringt, und umgekehrt (Sherrington & H. E. Hering; vgl. auch p. 286).

Die Muskeln wirken meist an viel kürzeren Hebelarmen als die Lasten oder Widerstände; hierdurch wird Geschwindigkeit auf Kosten der Kraft gewonnen.

Von den Skeletbewegungen sind ausser der schon besprochenen Athembewegung besonders die Bewegungen der Extremitäten von Interesse, jedoch erst zum kleinsten Theile wissenschaftlich untersucht. Die Bewegungen der oberen Extremität sind so ungemein mannigfaltig, dass es schwer sein dürfte, eine Uebersicht zu gewinnen. Mehr typisch sind die Bewegungen der unteren Extremität, von denen hier das Gehen, nach Vorausschickung der Lehre vom Stehen, kurz erörtert werden soll.

III. Das Stehen.

Beim freien Aufrechtstehen ist der Gesammtkörper nur durch die beiden den Boden berührenden Fusssohlen gestützt. Wäre er eine starre, ungegliederte Säule, so wäre hierfür keine weitere Bedingung zu erfüllen, als dass der Schwerpunkt vertikal über der Unterstützungsfläche liegt. Zu einer starren Säule wird der Körper durch Feststellung aller in Betracht kommenden Knochenverbindungen, und zwar grossentheils ohne Muskelarbeit; dagegen bedarf es beständiger Muskelwirkung für das Balancement, da das Gleichgewicht ziemlich labil ist.

Thorax, obere Extremität und Kiefer kommen nicht in Betracht, weil sie nur an der Wirbelsäule aufgehängt sind; im Uebrigen geschieht die Feststellung und Aequilibrirung in folgender Weise.

1. *Zwischen Kopf und oberen Halswirbeln.* Die beiden Gelenkflächen zwischen Kopf und Atlas bilden Theile einer einzigen, nach oben konkaven Fläche, deren Krümmung frontal geringer ist als sagittal; das Gelenk ist also im wesentlichen zweiaxig, d. h. die sagittale Drehaxe liegt im Kopfe höher als die frontale, und um letztere geschehen die ausgiebigsten Bewegungen. Bei vornüber gebeugtem Kopf gestattet das Gelenk auch eine Rotation des Kopfes auf dem Atlas. Die haupt-

sächlichste Rotation geschieht aber im Gelenk zwischen Atlas und Epistropheus; der Proc. odontoideus des letzteren bildet in seinem Gelenk eine vertikale Drehaxe für Atlas mit Kopf. Die Gelenkflächen der Proc. obliqui sind im Sagittalschnitt an Atlas und Epistropheus gegen die Gelenkhöhle konvex. Da bei der Zahndrehung diese beiden Flächen auf einander ruhen, so muss Atlas und Kopf in der symmetrischen Mittelstellung am höchsten stehen und bei den Seitwärtsdrehungen etwas heruntergleiten: die Bewegung ist also schraubenartig; vermuthlich wird durch diese Einrichtung die Zerrung des Rückenmarks bei der Seitenwendung des Kopfes verhütet.

Während in den folgenden Knochenverbindungen Alles auf Ersparung von Muskelarbeit und mechanische Fixation berechnet ist, erfordert die allseitige Beweglichkeit des Kopfes, dass die Stellung desselben ausschliesslich von dem Kontraktionszustande der zahlreichen Muskeln des Halses und Nackens abhängt. Fehlt dieser (im Schlaf etc.), so sinkt bei aufrechter Rumpfstellung der Kopf nach vorn über und stützt sich mit dem Kinn auf die Brust, da der Schwerpunkt des Kopfes weiter nach vorn liegt, als sein Unterstützungspunkt.

2. *In der Wirbelsäule.* Da die Wirbelverbindungen der Hauptsache nach Synchondrosen sind, so bildet die Wirbelsäule einen starren, aber etwas biegsamen und sehr elastischen Stab; derselbe ist mehrfach gekrümmt, nach vorn konvex in der Hals- und Lendengegend, nach vorn konkav im Brust- und Kreuzbeintheil. Die Beweglichkeit der Wirbelsäule, welche im Kreuztheil ganz fehlt, nimmt nach oben zu, weniger durch die Abnahme des Querschnitts der Intervertebralknorpel (denn dieser Einfluss wird zum Theil kompensirt durch die parallel gehende Abnahme der Höhe derselben, vgl. p. 319), als durch die Beschaffenheit der wahren Gelenke zwischen den Processus obliqui. In der Lendenwirbelsäule stehen diese Gelenkflächen fast vertikal, sagittal und nahezu einander parallel (schwach nach vorn konvergent), so dass jeder obere Wirbel wie eingezapft in den unteren eingreift; Rotation um die Längsaxe ist dadurch vollkommen verhindert, auch Beugung und Streckung, sowie Biegung nach den Seiten nur in geringem Grade möglich. Am Rücken stehen die Gelenkflächen mehr frontal, nach hinten konvergent, und gestatten dadurch eine Längsdrehung, da ihre gemeinsame Axe etwa in die Wirbelkörper fällt; auch die Seitenbeugung ist nicht absolut verhindert, Vor- und Rückwärtsbeugung aber ohne Klaffen fast unmöglich. In der Halswirbelsäule nähern sich die Flächen der horizontalen Richtung und gestatten alle drei Bewegungsrichtungen. Durch die Vereinigung von Symphysen und Gelenken vereinigt die Wirbel-

säule beide Eigenschaften: beschränkte Bewegungsrichtung und elastische Rückkehr zur Gleichgewichtslage.

3. *Im Hüftgelenk* (vgl. p. 321). a) Der Schwerpunkt des hier zu unterstützenden Körperantheils, Rumpf + Kopf, liegt in einer durch den Proc. xiphoideus sterni gelegten Horizontalebene (Weber), und zwar nahe der Wirbelsäule (vor dem 10. Brustwirbel, Horner); er schwankt begreiflich mit der Füllung des Digestionsapparates u. s. w. Das durch ihn gelegte Loth (die Schwerlinie) fällt hinter die Verbindungslinie der Hüftgelenke. Der Rumpf müsste hiernach hintenüber fallen, wäre er nicht vorn jederseits durch ein starkes, an die Spina ilium ant. inf. geheftetes Band, Lig. superius seu iliofemorale, am Oberschenkelknochen (Linea intertrochanterica ant.) befestigt (H. Meyer). Ganz ähnlich wirkt der vordere Theil der gespannten Fascia lata (Lig. iliotibiale) und die Spannung der grossen Unterschenkelstrecker (M. extensor quadriceps), mit dem Unterschiede, dass der untere Ansatzpunkt dieser Halter am Unterschenkel liegt. b) Seitliches Ueberfallen, d. h. eine Drehung des Rumpfes um einen Schenkelkopf nach der Seite, würde eine Adduktion des Oberschenkels über die Mittellinie hinaus erfordern, welche jedoch bei gestrecktem Oberschenkel durch das Lig. teres verhindert wird (das Lig. teres hemmt bei gestrecktem Oberschenkel die Adduktion, bei gebeugtem die Rotation nach aussen), namentlich wenn es durch das Auswärtsrollen des Beines, wie es beim Stehen der Fall ist, gespannt wird; dies Auswärtsrollen besorgt der Glutaeus maximus; der Adduktion wirkt ferner das gespannte äussere Blatt der Fascia lata entgegen. c) Eine Feststellung gegen Rotation des Rumpfes auf dem Schenkelkopf ist beim Stehen auf zwei Beinen unwesentlich.

4. *Im Kniegelenk.* a) Der gemeinsame Schwerpunkt des getragenen Theils liegt zwar tiefer, aber nicht wesentlich weiter nach vorn, als der von Kopf und Rumpf allein. Auch für das Kniegelenk fällt also die Schwerlinie hinter den Unterstützungspunkt, freilich so wenig, dass geringe Kräfte genügen, um das Hintenüberschlagen (Beugung) zu verhindern. Diese bestehen in der Spannung des Lig. iliotibiale (s. oben), in geringer Spannung und Kontraktion des Extensor quadriceps und endlich in dem Umstande, dass zur Beugung im Kniegelenk bei feststehendem Unterschenkel das Femur eine geringe Rotation nach aussen machen müsste, gegen welche das Lig. iliofemorale in der Streckung antagonistisch wirkt, so dass Knie und Hüfte sich gegenseitig befestigen (H. Meyer). b) Die Rotation auf den Unterschenkeln ist in der Streckung durch den p. 322 erwähnten Mechanismus verhindert.

Eine vollständige physiologische Betrachtung des Kniegelenks, des grössten und komplizirtesten Gelenkes, würde hier zu weit führen. Die Ligamenta lateralia machen das Knie zu einem Charniergelenk; durch die Abspannung derselben in der Flexion (p. 322) wird jedoch ausserdem eine Rotation des Unterschenkels um seine Längsaxe möglich, wobei die im Inneren des Gelenkes liegenden Ligamenta cruciata als Haftbänder fungiren. Aber auch die Charnierbewegung selbst enthält ein nothwendiges rotatorisches Element (H. Meyer), indem durch die Ungleichheit der Sagittalschnitte des Condylus externus und internus femoris, deren letzterer nach vorn verlängert ist, die durch beide Schnitte gelegte ideale Gelenkfläche des Femur kegelförmig wird. Bei der Streckung muss daher, etwa wie bei einem zweirädigen Karren mit ungleichen gekuppelten Rädern, zugleich eine Rotation stattfinden, und zwar rotirt bei festgehaltenem Femur die Tibia bei der Extension nach aussen, bei festgehaltener Tibia das Femur nach innen. Bei der Flexion auf dem Unterschenkel müsste also der Oberschenkel nach aussen rotiren, was in Widerspruch treten würde mit einer nach innen rotirenden Komponente des Lig. iliofemorale bei der Streckung.

5. *Im Sprunggelenk.* Der Schwerpunkt des Gesammtkörpers liegt ungefähr im Promontorium ossis sacri (nach Braune & Fischer bis zu $4\frac{1}{2}$ cm tiefer), die Schwerlinie trifft hiernach beim Stehen etwas vor die Verbindungslinie der beiden Fussgelenkaxen. Es muss also hier das Vornüberschlagen des Körpers verhindert werden. Dies kann geschehen: a) dadurch, dass die Axen der beiden Sprunggelenke einen Winkel mit einander bilden, so dass eine gleichzeitige Rotation um beide ohne Auseinanderweichen der beiden Knie unmöglich ist; b) durch Einklemmung des hinteren, schmaleren Theils der Astragalusrolle in die von den beiden Malleolen gebildete Gabel, welche in der Streckung des Unterschenkels so eng ist, dass sie den vorderen, breiteren Theil der Rolle nicht aufnehmen kann, wie es doch beim Vornüberfallen nöthig wäre; die Einklemmung zwischen den Malleolen geschieht durch die mit dem Schluss der Streckung des Unterschenkels verbundene Rotation der Tibia (s. oben), wodurch die Gabel so gedreht wird, dass sie die Rolle schräg umgreift; c) durch die Kontraktion und Spannung der Fussbeuger (im anatomischen Sinne), Gastrocnemius, Soleus, Tibialis post., Peronei post. etc.

6. *In den kleinen Fussgelenken.* Die Tarsal- und die Metatarsalknochen bilden ein Gewölbe, auf dessen höchstem Punkt (Caput astragali) die Last des Körpers ruht, und das sich mit drei Punkten auf den Boden stützt: mit dem Tuber calcanei (Ferse) und mit den Capitula metatarsi 1. und 5. (Ballen der grossen und kleinen Zehe). Die Wölbung, welche die Schwere des Körpers abzuplatten sucht, wird hauptsächlich durch die Spannung der Bänder an der Plantarseite des Fussskelets erhalten; nur bei krankhafter Erschlaffung derselben giebt die

Wölbung nach (Plattfuss). — Die Zehen dienen beim Stehen nicht zur Unterstützung des Körpers, sind jedoch auch hier für die Balancirbewegungen, namentlich aber beim Gehen von Wichtigkeit.

Das Stehen auf den Zehen ist ein Balanciren auf den Capitula metatarsi mit gestrecktem Fusse, wobei der Rumpf soweit vorgebeugt wird, dass seine Schwerlinie in die schmale Unterstützungsfläche fällt.

Zur Erhebung auf die Metatarsusköpfchen muss der Rumpf, falls er nicht eine Rückenstütze hat, zuerst so weit vorgeneigt werden, dass der Schwerpunkt vertikal über den ersteren liegt; die dazu nöthige Spannung der Wadenmuskeln ist p. 277 zu Grunde gelegt. Steht man mit den Fussspitzen unmittelbar vor einer Wand, so kann man die Fersen nicht vom Boden ablösen.

Die im Vorstehenden erwähnten Schwerpunktslagen werden dadurch ermittelt, dass man eine Leiche, resp. den fraglichen Theil derselben, auf ein um eine Axe oder auf einer Schneide drehbares, äquilibrirtes Brett legt, und so lange verschiebt, bis Gleichgewicht eintritt; dies ist in verschiedenen Lagen der Leiche zur Drehaxe zu wiederholen; oder man lässt die Leiche gefrieren, treibt eine eiserne Axe hindurch und hängt sie mittels derselben in Lagern auf (Braune & Fischer); bei jedem Versuch liegt der Schwerpunkt in der durch die Axe gehenden Vertikalebene, welche auf der Körperoberfläche zu verzeichnen ist (Borelli, Gebr. Weber). Die Lage des Schwerpunkts nach vorn oder hinten bestimmt man genauer durch Versuche am Lebenden, den man steif stehend mit hölzerner Sohle auf einer frontalen Schneide balanciren lässt und in diesem Momente photographirt; der Schwerpunkt liegt dann in der Vertikalebene der Schneide (Richer).

Sitzen.

Beim Sitzen ruht der Rumpf auf den beiden Tubera ischii, wie auf den Kufen eines Wiegepferdes (H. Meyer); er kann deshalb nach vorn und nach hinten schaukeln. Man unterscheidet eine vordere und eine hintere Sitzlage, je nachdem die Schwerlinie des Rumpfes vor oder hinter die Verbindungslinie der Ruhepunkte der Tubera ischii fällt. Zur Erhaltung des Gleichgewichts müssen Oberkörper oder Beine einen dritten Stützpunkt gewinnen.

IV. Das Gehen und Laufen.

Die Untersuchung des Ganges geschah ursprünglich durch einfache Betrachtung Gehender: auf diese Weise konnten die Grunderscheinungen genügend festgestellt werden (Gebr. Weber). Gewisse Eigenschaften des Ganges (Schwankung um die Längsaxe) erfordern Betrachtung von oben, andere (Auf- und Niederschwankung des Rumpfes) eine einfache Graphik, indem z. B. ein an der Schulter befestigter Pinsel an einer Wand eine Spurlinie zeichnet. Vervollkommnete graphische Methoden gestatten aber die Feststellung weiterer Details (Marey). Der Ort des Aufsetzens der Füsse und somit die Schrittlänge kann einfach durch die Spuren im Sande, oder durch eine abfärbende Substanz an der Sohle bestimmt werden, die Zeit des Aufsetzens elektromagnetisch durch einen Sohlenkontakt, oder durch ein in der Sohle angebrachtes Luftkissen, welches mit dem Pantographen verbunden ist; diesen und den rotirenden Cylinder kann der Gehende in der Hand tragen. Auch der Druck des aufgesetzten Fusses kann durch schwer komprimirbare Luftkissen in

der Sohle, welche mit dem Pantographen verbunden sind, registrirt werden („Dynamograph“, Marey).

Vollständige Bilder der Gangphasen liefert die Momentphotographie. Die einfachste Methode derselben (Marey) besteht in folgendem: Die weiss bekleidete Versuchsperson geht längs eines schwarzen Hintergrundes, dessen Bild auf der empfindlichen Bromsilber-Gelatineplatte Platz hat. In das Objektiv der Kamera wird aber durch eine mit Ausschnitten versehene schnell rotirende Platte nur für eine Reihe von Momenten das Licht eingelassen. Hierdurch entsteht eine Reihe von Momentbildern, welche, wegen der Ortsveränderung des Gehenden, nebeneinander auf der Platte erscheinen. Zur Registrirung der Momente, welchen jedes Bild entspricht, wird ein auf dem Hintergrund angebrachtes Zifferblatt mit schnell rotirendem Zeiger mit photographirt; jede auf dem Bilde erscheinende Zeigerstellung entspricht einer Aufnahme; eine solche Vorrichtung sieht man in Fig. 56 oben links. Folgen, wie es für genaue Analyse nöthig ist, die Aufnahmemomente sehr rasch aufeinander, so decken sich die Bilder theilweise, und die Photographie wird schwer entwirrbar. Sie wird aber deutlicher, wenn der Gehende nur auf der einen Körperhälfte weiss, auf der anderen schwarz bekleidet ist, so dass nur die erstere Körperhälfte photographirt wird. Fig. 52 (p. 332) stellt die Kopie einer solchen Aufnahme dar. Noch mehr lassen sich die phasischen Momentbilder häufen, wenn man die ganze Person schwarz bekleidet, und nur die Linien des Skelets, auf welche es hauptsächlich ankommt, auf der dem Apparate zugewandten Körperhälfte mit weissen Borten markirt. Eine derartige Aufnahme ist in Fig. 55 dargestellt. — Beschränkt man sich auf die Trajektorie einzelner Punkte des Körpers, so genügt es, diese weiss zu bezeichnen (oder durch eine Glühlampe zu markiren, Soret) und in einem dunkeln Raume ohne weitere Vorrichtung auf die Kamera wirken zu lassen. Mit zwei Apparaten kann man auch eine stereoskopische Aufnahme der Trajektorie im Raume oder Projektionen auf zwei zu einander senkrechte Koordinatenebenen gewinnen (Braune & Fischer).

Ein anderes, vollkommeneres, aber kostspieligeres Verfahren (Muybridge, Anschütz) besteht darin, parallel der Bahn so viel Kamera's aufzustellen, wie Phasen aufgenommen werden sollen, und deren Momentverschlüsse durch den Gehenden selbst successive auslösen zu lassen (elektrisch oder durch Zerreissung von Fäden).

Das Vorwärtsgehen besteht darin, dass das Becken und mit ihm der Rumpf rhythmisch abwechselnd durch eins der beiden Beine (das aktive) gestützt und um eine Schrittlänge vorwärts geschoben wird, während das andere (passive) Bein nur an ihm hängt. Im Beginne eines Schrittes ist das während desselben aktive Bein leicht gebeugt und senkrecht gestellt, und bildet eine Kathete eines rechtwinkligen Dreiecks, dessen Hypotenuse von dem nach hinten vollkommen ausgestreckten und nur mit der Zehenspitze den Boden berührenden passiven Bein gebildet wird, und dessen andere Kathete die Verbindungslinie beider Füsse am Boden darstellt. Das aktive Bein geht nun, das Becken vorschiebend, aus seiner senkrechten Kathetenstellung in eine schräg nach vorn gerichtete Hypotenusenstellung über, wobei es sich, da das

Becken in horizontaler Richtung vorgeschoben werden soll, entsprechend verlängern muss. Dies geschieht dadurch, dass sich das (im Anfang leicht gebeugte) Bein in allen seinen Gelenken vollkommen streckt; die Streckung im Fussgelenk (vulgär) bedingt eine Ablösung der Ferse vom Boden, wodurch der Stützpunkt auf die Capitula metatarsi übergeht; auch diese aber werden zuletzt vom Boden erhoben, so dass das Bein nur noch mit der Spitze der grossen Zehe den Boden berührt; der Fuss wird also wie eine aufgehobene Kette vom Boden abgewickelt. Jetzt hat das aktive Bein gegen den Rumpf dieselbe Stellung, welche im Anfang das passive hatte. — Dieses letztere, welches soeben beim vorhergehenden Schritte als aktives fungirt, also dieselbe Bewegung durchlaufen hatte, verlässt im Beginn des Schrittes den Boden und macht um seinen Aufhängepunkt am Becken eine Pendelschwingung nach vorn (Gebr. Weber), durch welche sein Fuss um eben so weit vor den aktiven gebracht wird, als er im Beginn des Schrittes hinter demselben stand, d. h. eine Schrittlänge; er wird jetzt niedergesetzt und steht, da unterdess die Vorschiebung des Beckens durch das aktive Bein vollendet ist, senkrecht unter diesem, wie im Anfang des Schrittes der aktive Fuss. Während der Pendelschwingung hat sich das Bein wieder flektirt, wodurch zugleich das Streifen des Fussbodens verhindert wurde. Beide Beine stehen nun, jedoch mit vertauschten Rollen, genau wie im Anfang des Schrittes, und es beginnt ein neuer Schritt; das ganze Dreieck ist um eine Schrittlänge vorgeschoben, der aktive Fuss ist stehen geblieben, der passive um zwei Schrittlängen vorgependelt.

Fig. 51 stellt, nach Gebr. Weber, 14 auf einander folgende Stellungen des Körpers während eines Schrittes dar, der Deutlichkeit halber in vier Gruppen vertheilt. Die Gruppe 4 bis 7 giebt die Stellungen, bei welchen beide Füsse den Boden berühren. In 8 hat das abgewickelte passive Bein den Boden verlassen, macht in 8 bis 14 seine Pendelschwingung, welche sich in 1 bis 3 vollendet; in 12 oder 13 etwa ist es vor dem aktiven Bein vorübergegangen, und ist in 14, 1, 2, 3 vor demselben; in 4 ist es niedergesetzt und beginnt etwa in 7 aktiv zu werden. Weit sprechender ist die Marey'sche Photographie Fig. 52, welche die rechte Körperhälfte (s. p. 330) bei langsamem Gehen darstellt. Sie umfasst 4 Schritte; die ersten 3 Bilder zeigen die Aktivität, die beiden nächsten das Pendeln, die 3 folgenden wieder die Aktivität u. s. f. Man erkennt auch die begleitenden Armbewegungen, sowie das unten zu erwähnende Auf- und Niederschwanken des Rumpfes. Die Zahlen bedeuten etwa halbe Sekunden.

Geschwindigkeit des Gehens.

Die Geschwindigkeit, mit welcher der Gehende fortschreitet, muss abhängen: 1. von der Schrittlänge s; ist l die Länge eines

Beines bei völliger Streckung, f seine Verkürzung durch Flexion im Beginn der Abwicklung, so ist nothwendig

$$s = \sqrt{l^2 - (l-f)^2} = \sqrt{f(2l-f)},$$

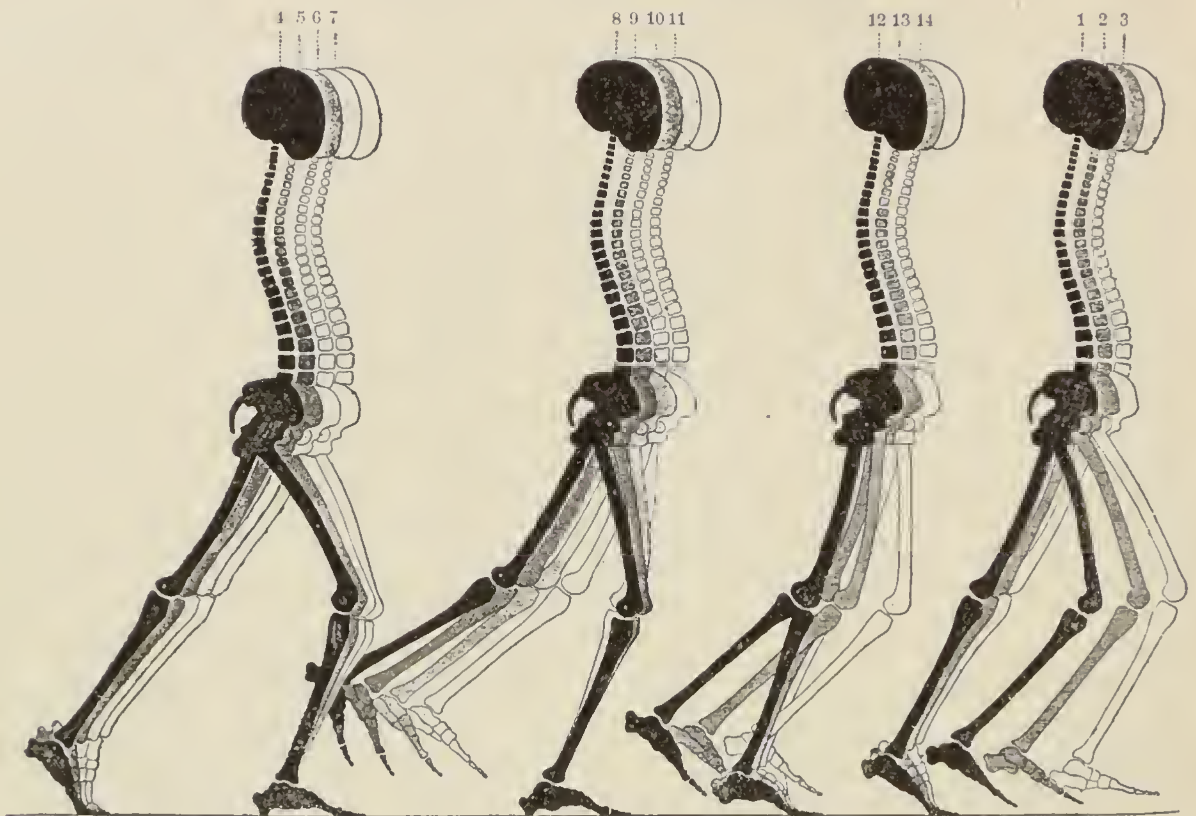


Fig. 51.

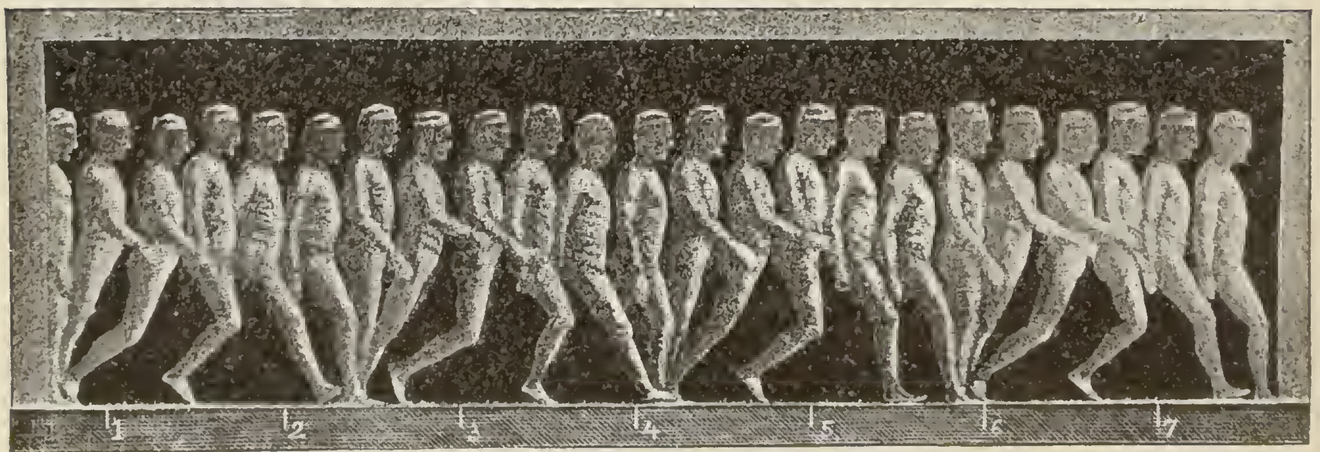


Fig. 52.

d. h. die Schrittlänge ist um so grösser, a) je länger das Bein (die Person), b) je grösser seine Verkürzung durch Flexion, d. h. je niedriger das Becken getragen wird; Fig. 53 stellt das Profil der Beine der gleichen Person bei kleinen und bei grossen Schritten dar; — 2. von der Schrittdauer t. Für ein einzelnes Bein setzt sich die ganze Periode, d. h. die Dauer zweier Schritte, zusammen aus der Zeit der Abwickung a und der Zeit der Pendelschwingung b, es ist also

$$t = {}^1/_2 (a + b);$$

der Schritt erfordert also um so weniger Zeit, a) je rascher die Abwicklung geschieht, was von der Willkür abhängt, b) je kürzer die Pendelschwingungsdauer, d. h. je kürzer das Bein (die Person); kleine Personen machen also rasche, aber kurze Schritte. Bei gewöhnlichem schnellen Gange ist $a = b$, also $t = a = b$, die Schrittdauer also

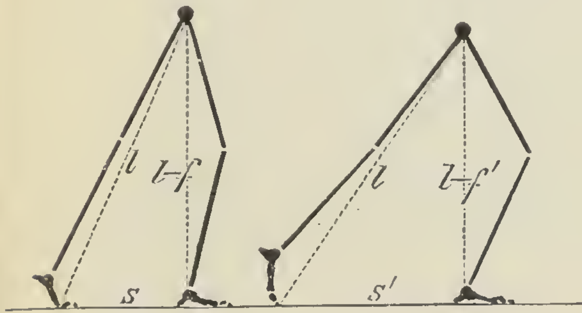


Fig. 53.

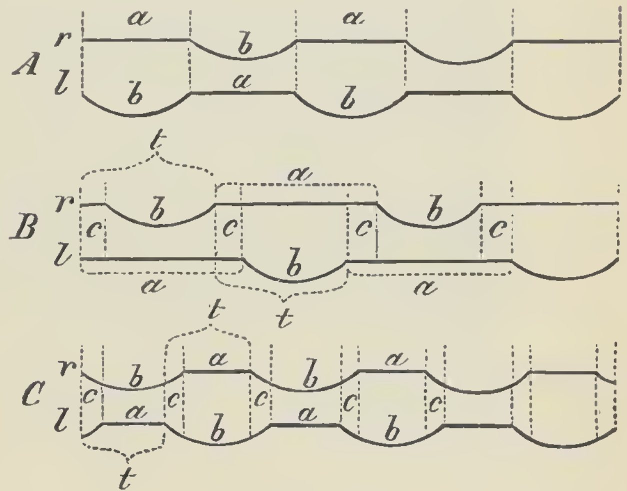


Fig. 54.

gleich der Schwingungsdauer; dies wird durch die Kurven r und l (für rechtes und linkes Bein) in A, Fig. 54, dargestellt; die graden Linien stellen die Zeit der Abwicklung oder Bodenberührung, die Bogen die Zeit der Schwingung dar. Bei langsamem Gange (B, Fig. 54) ist dagegen $a > b$, in Folge dessen existirt bei jedem Schritte ein Zeitraum $c = \frac{1}{2}(a-b)$, in welchem beide Füsse den Boden berühren. Umgekehrt beim Laufen (Springen, Rennen) ist $a < b$ (siehe C, Fig. 54), d. h. die Abwicklung geschieht so rasch und schleudernd (wozu starke Flexion im Anfang nöthig ist), dass der Körper geworfen wird, und in dem Zeitraum $c = \frac{1}{2}(b-a)$ kein Fuss den Boden berührt. Man kann daher auch die Schrittdauer t als die Summe der Schwingungsdauer b und der Zeit $c = \frac{1}{2}(a-b)$, in welcher beide Füsse den Boden berühren, definiren; diese Zeit wird bei schnellem Gang 0, beim Lauf negativ. Der Werth $t = b + c$ ist derselbe wie oben, denn $b + \frac{1}{2}(a-b) = \frac{1}{2}(a+b)$. Die Ganggeschwindigkeit ergiebt sich also zu

$$v = \frac{s}{t} = \frac{\sqrt{f(2l-f)}}{\frac{1}{2}(a+b)}.$$

Fig. 55 ist eine Marey'sche Skelet-Photographie eines Laufenden, in der p. 330 besprochenen Weise gewonnen. Die Zeiteintheilung stellt je $\frac{1}{15}$ Sekunde dar. Weitere Charakteristika des Laufes ausser den schon erwähnten sind folgende: Beim Lauf ist das Knie in keinem Moment gestreckt, und der Fuss berührt nur mit der Spitze oder dem Vordertheil den Boden; s. auch unten.

Die vorstehende Beschreibung des Ganges ist wesentlich schematisch, und wird in dieser Hinsicht durch die verschiedenen Einwände, welche namentlich gegen die Pendelschwingung erhoben worden sind,

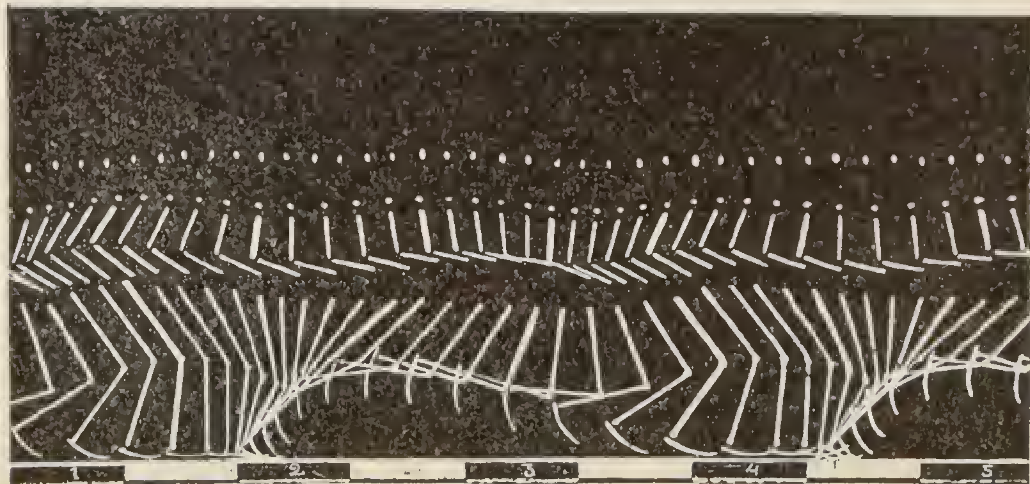


Fig. 55.

nicht umgestossen. Für die Theorie spricht namentlich, dass bei schnellem Gange die Schrittdauer wirklich der Dauer einer Pendelschwingung des Beins entspricht (Gebr. Weber). Als Nebenerscheinungen beobachtet man beim Gange ein leichtes Auf- und Niedergehen des Rumpfes (beim Gehen etwa 32, beim Laufen 21 mm, Gebr. Weber), welcher also nicht streng horizontal vorgeschoben wird; ferner eine leichte Schwankung desselben um die Längsaxe (aus der Vogelperspektive erkennbar); Mitbewegungen der oberen Extremität u. dgl. m. Der Rumpf ist nach vorn geneigt, um so stärker je schneller der Gang.

Als Beispiele der absoluten Zeit- und Raumwerthe mögen hier einige äusserste und mittlere aus den zahlreichen Messungen der Gebr. Weber herausgegriffen werden.

Gehen.			Laufen.		
Schrittdauer	Schrittlänge	Geschwindigkeit	Schrittdauer	Schrittlänge	Geschwindigkeit
0,335 sek.	0,851 m.	2,397 m.	0,247 sek.	1,753 m.	6,66 m.
0,630 „	0,658 „	1,044 „	0,326 „	0,934 „	2,862 „
1,050 „	0,398 „	0,379 „	0,301 „	0,315 „	1,047 „

Bei schnellerer Schrittfolge werden die Schritte also zugleich länger. Nach Marey gilt dies nicht mehr, wenn die Schrittzahl 150 p. min. übersteigt, also die Schrittdauer unter 0,4 sek. sinkt; die Geschwindigkeit nimmt bei mehr als 160 Schritten p. min. sogar ab. Beim Laufen nimmt sie dagegen mit der Schrittzahl beständig zu, und nähert sich einem Grenzwerth von 10 m.

Die erwähnte Drehung des Rumpfes um die Längsaxe beträgt am Becken etwa 9°, und zwar geht die passive Seite voran, das Maximum fällt in den Moment, wo beide Füsse aufruhen. An den Schultern ist die Rotation entgegengesetzt und grösser (12°, beim Laufe sogar 45°); sie entspricht also der Armbewegung (Marey & Demeny.

Die beim Gehen geleistete Arbeit konnte bisher nur sehr ungenügend ge-

schätzt werden, weil alle zu Grunde gelegten theoretischen Betrachtungen anfechtbar sind. Beim langsamen Gehen soll die Arbeit pro Schritt etwa 9, beim schnellsten Lauf 24 Kgrm.-Mtr. betragen (Marey & Demeny).

Unter Springen versteht man eine schnellende Streckung eines oder beider Beine nach starker Beugung, wodurch der Rumpf in die Höhe geworfen und eine Strecke weit, z. B. über einen Graben, ein Seil, fortgeschleudert wird. Die Mannigfaltigkeit dieser Bewegungsform ist, ihrem verschiedenen Zweck entsprechend, weit grösser als die des Ganges.

Fig. 56 ist die Phasenaufnahme eines Sprunges über ein schlaffes Seil. Beim Anlauf ist die Vorwärtsbewegung viel schneller als beim Niedergang, daher die Bil-

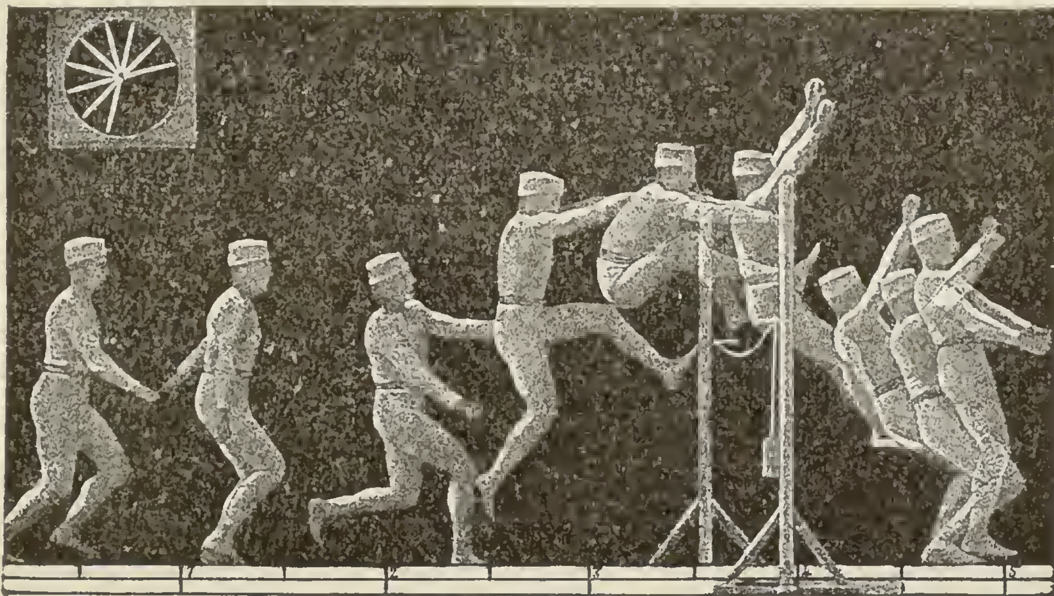


Fig. 56.

der bei ersterem weit abstehend, bei letzterem gedrängt und sich theilweise deckend: die Aufnahmen sind nämlich, wie der mitphotographirte Zeiger aufweist (vgl. p. 330), in genau gleichen Intervallen gemacht. In dem Augenblick der höchsten Elevation werden die Arme nach oben gestreckt, und dadurch dem Schwerpunkt eine nach oben gerichtete, dem Fall entgegengesetzte Bewegung ertheilt, durch welche der Fall gemildert wird.

Auf den Gang der Vierfüsser kann hier nicht eingegangen werden.

V. Das Schwimmen.

Das wahre Schwimmen an der Oberfläche des Wassers, für Luftathmer die einzige länger aushaltbare Form, ist in der Regel kein einfach hydrostatisches Schwimmen, da das spezifische Gewicht des Körpers grösser ist als das des Wassers, und auch der Gasgehalt der Lungen und des Darmes das mittlere spezifische Gewicht des Gesammtkörpers nicht unter das des Wassers bringt; es findet daher ein lang-

sames Sinken statt, welchem Muskelbewegungen, sog. Schwimmbewegungen entgegenzuwirken haben. Das Schwimmen ist um so leichter: 1) je grösser der oben angegebene Gasgehalt, also in Inspirationsstellung erleichtert; Leichen steigen durch Fäulnissgase an die Oberfläche; die Brust steht beim Schwimmen höher als der Hinterkörper; Vögel schwimmen wegen ihrer Luftsäcke ohne Weiteres, dazu kommt noch die im Gefieder gefangene Luft; 2) je fettreicher der Körper; 3) je schwerer das Wasser; im Meerwasser und namentlich im Wasser sehr salzreicher Steppenseen (todtes Meer) ist das Schwimmen begünstigt.

Die angegebenen Schwimmbewegungen sind wesentlich solche, welche durch einen Flächendruck nach unten gegen den Widerstand des Wassers den Körper heben, und so das Sinken rhythmisch kompensiren. Aehnliche Flächendrücke nach hinten treiben den Körper vorwärts, und lenken ihn seitwärts. Die drückende Hand muss in die Ausgangsstellung entweder langsamer oder in widerstandsfreier Haltung (schneidend) zurückkehren, damit die entgegengesetzten Bewegungen sich nicht in ihrer Wirkung aufheben.

Uneigentlich wird auch die Bewegung der Fische innerhalb des Wassers als Schwimmen bezeichnet. Auch der Fisch würde wegen seines spezifischen Gewichtes zu Boden sinken, wenn er nicht durch den Gasgehalt der Schwimmblase gehoben würde. Ueber die Wirkung der letzteren sind vielfach irrthümliche Ansichten geäussert worden; sie ergiebt sich aus folgender Betrachtung. Es sei U das Volum des massiven Fischkörpers, s dessen spez. Gewicht, V das Volum der Schwimmblasenluft beim atmosphärischen Druck (B mm Hg), v ihr wirkliches Volum, h der Abstand des Fisches von der Oberfläche in Metern und a der Druck von 1 m Wasser (73,5 mm Hg), endlich p ein von der Muskulatur auf die Blasenluft ausgeübter Druck, ebenfalls in mm Hg. Dann ist für die Tiefe h nach dem Mariotte'schen Gesetz:

$$v = \frac{BV}{B + p + ah};$$

ferner ist das Gewicht des Fisches, wenn man von dem der Blasenluft absicht, $= Us$, das Volum des Fisches mit Blase $U + v$, also das spez. Gewicht des ganzen Thieres

$$\sigma = \frac{Us}{U + v}.$$

Es findet also Gleichgewicht statt, wenn letzterer Ausdruck $= 1$ ist, d. h. in der Tiefe

$$h' = \frac{1}{a}\left(\frac{BV}{U(s-1)} - B - p\right).$$

Der Fisch würde also in um so grösserer Tiefe im Gleichgewicht sein, je mehr Luft seine Blase enthält im Vergleich zu seiner Körpergrösse, ferner je höher der Barometerstand (ausser für sehr kleine V), endlich je geringer die muskuläre Kompression der Blase. Aber dieser Gleichgewichtszustand ist nur ein labiler, ebenso wie der des Schwimmers eines Kartesianischen Tauchers (Liebreich); denn für stabiles Gleichgewicht müsste, wenn der Fisch ein Minimum unter h' sinkt, Auftrieb eintreten; es wird aber im Gegentheil dann das spez. Gewicht $\sigma > 1$; der Fisch

sinkt also bis an den Grund und umgekehrt steigt er bis an die Oberfläche, sowie er ein Minimum höher kommt als die labile Gleichgewichtslage.

Trotzdem wird sich der Fisch in einem bestimmten Niveau halten können, wenn er seine Muskeln periodisch wirken lässt, so dass p um einen gewissen Mittelwerth oscillirt; je höher dieser Mittelwerth, um so kleiner wird h', d. h. um so höher schwebt der Fisch. Dass beständig ein Muskeldruck vorhanden ist, geht daraus hervor, dass todte Fische, und solche, denen man die Blase herausgenommen und unentleert aussen festgebunden hat, an die Oberfläche kommen. Da aber die disponible Muskelkraft eine Grenze hat (bei vielen Fischen sind überhaupt keine direkt auf die Blase wirkenden Muskeln vorhanden), und der Gasgehalt der Blase ein bestimmter ist, so wird jeder Fisch auf einen bestimmten Tiefenbereich angewiesen sein. Tiefseefische werden mehr Gas enthalten müssen, als Hochseefische; werden erstere gewaltsam an die Oberfläche gezogen, so langen sie meist mit geplatzter Blase an. Eine dauernde Anpassung an geringere oder grössere Tiefen kann durch Verminderung resp. Vermehrung des Gasgehalts der Blase erfolgen, erstere durch Entleerung (wo ein Schlundkanal vorhanden ist) oder Resorption, letztere durch Sekretion. — Lage und Luftgehalt der Schwimmblase beeinflussen auch die Lage des Schwerpunktes, also die Stellung des Fischkörpers (Chabry); doch ist die Ansicht, dass der Fisch durch aktive Verdrängung von Luft aus einer Abtheilung der Blase in die andere seine Stellung ändere, durch direkte Druckregistrirung mittels eingeführter Trokarts widerlegt (Charbonnel-Salle). — In niederen Seethieren kommen auch Flüssigkeiten vor, welche leichter sind an das Meerwasser (Verworn, Brandt).

Die Fortbewegung des Fisches unter Wasser geschieht durch Beugung und Streckung des Rumpfes, besonders des Schwanzes, unter Beihilfe der Flossen. Plötzliche Streckung des Schwanzes treibt das Thier vorwärts; die seitliche Komponente wird durch abwechselnde Streckung von beiden Seiten her kompensirt. Auch hier muss die Beugung mit geringerer Geschwindigkeit oder in anderer Haltung geschehen als die Streckung (vgl. oben).

VI. Das Fliegen.

Die Bewegung in der Luft ist derjenigen im Wasser insofern analog, als der Körper beständig die Tendenz zum Sinken hat, welcher durch reaktive Bewegungen der Flügel entgegengewirkt werden muss. Diese bestehen in raschem Drucke der Flügelfläche nach unten, während das Zurückkehren nach oben in widerstandsfreierer Haltung erfolgt. Der speciellere Modus der Bewegung, welcher noch wenig erforscht ist, sowie die Art des Steuerns in der Luft, kann hier nicht erörtert werden. Der Vogel ist ausser durch die Grösse der Flügel und die enorme Brustmuskulatur, welche durch den Brustbeinkamm eine sehr vergrösserte Ansatzfläche gewinnt, auch durch die mit den Lungen kommunizirenden Luftsäcke und den Luftgehalt der Knochen für das Fliegen organisirt, indem dadurch das Volumen, dessen Widerstand das Fallen erschwert, ohne Vermehrung der Masse vergrössert ist.

Auch für das Studium der Flugbewegung wird die Momentphotographie ver-

wendet (Marey). Da aber der helle Himmel das p. 330 besprochene Verfahren verbietet, so wird eine Kamera auf den Vogel gerichtet, welche eine schnell rotirende photographische Platte enthält; diese geht mit ihrer peripherischen Zone am Objektiv vorbei, und wird in kurzen Intervallen festgehalten, während gleichzeitig eine andere mit Ausschnitten versehene Platte dem Lichte auf einen Moment (von $^1/_{700}$—$^1/_{1200}$ sek.) Zutritt gestattet; so entsteht an der Peripherie der Scheibe eine Reihe von Momentbildern. Der Apparat hat die Gestalt einer Flinte.

Ueber die centrale Innervation der Lokomotionsbewegungen s. unter Centralorgane.

Neuntes Kapitel.

Die Stimme und die Sprache.

Geschichtliches. Schon Galen weiss, dass die Stimme durch Anblasen der Stimmritze entsteht. Nach Haller's Darstellung scheint Dodart 1700 der Erste gewesen zu sein, welcher erkannte, dass die Höhe des Stimmtons hauptsächlich von der Spannung der Stimmbänder abhängt. Ferrein zeigte 1741, dass die Weite der Stimmritze keinen Einfluss auf die Tonhöhe hat; er lehrte zuerst ausgeschnittene Kehlköpfe künstlich anblasen. Die erste genaue Herleitung des Stimmklanges aus der Physik der membranösen Zungenpfeifen lieferte Joh. Müller 1839 auf Grund der akustischen Untersuchungen von Chladni, Biot, Savart, W. Weber und Wallis. Einen weiteren Fortschritt führte die Erfindung und Vervollkommnung des Kehlkopfspiegels durch Garcia (1855) und Czermak (1860) herbei, sowie die von Helmholtz 1863 eingeführte Klanganalyse. Umfassende Darstellungen der Physiologie der Stimme lieferten ausserdem namentlich Liscovius 1814, Harless 1853 und C. L. Merkel 1857.

Die Sprache scheint zuerst von Ammann 1727 wissenschaftlich untersucht worden zu sein. van Kempelen förderte dies Gebiet 1791 namentlich durch die Konstruktion einer Sprechmaschine. Die physikalische Analyse der Vokale wurde durch die Untersuchung der Flüsterlaute von Willis 1832 und Donders 1857 angebahnt, und von Helmholtz 1858 und 1863 auf die lauten Vokale ausgedehnt. Die Physiologie der Konsonanten förderte namentlich Brücke 1858 durch die Entdeckung des Stimmantheils an den Mediae. Die Erfindung des Telephons (Graham Bell 1876) und des Phonographen (Edison 1878) vertiefte das Studium der Sprachlaute beträchtlich. Neuerdings sind die phonautographischen Methoden, d. h. das Aufschreiben der Sprachschwingungen mittels angesprochener Membranen, sehr vervollkommnet worden, namentlich mit Hilfe der Photographie (Phonophotographie).

I. Die Stimme.

Die Stimme besteht aus Klängen, welche durch Schwingungen der Stimmbänder erzeugt werden; ihre Klangfarbe wird durch Rachen, Mund und Nase beeinflusst. Die Schwingungen entstehen, indem die

Stimmbänder nach Art einer membranösen Zunge durch den Exspirations- (selten den Inspirations-) Luftstrom angeblasen werden.

Die Schwingungen eines tönenden Körpers können unmittelbar in Gestalt einer Kurve aufgezeichnet werden, indem man an einem zeichnenden Punkte desselben eine berusste Platte mit gleichmässiger Geschwindigkeit senkrecht zur Schwingungsrichtung vorbeiführt. Wo dies nicht ausführbar ist, wie z. B. am Stimmorgan, kann man die durch den Schall erzeugten Luftschwingungen auf eine Membran oder dünne Platte wirken, und letztere ihre Schwingungen in angegebener Weise aufzeichnen lassen (Phonautographie). Behufs treuer Wiedergabe muss die Membran dem Schall genau folgen, d. h. geringe Masse und starke Dämpfung haben; am besten ist dies zu erreichen, wenn die Exkursionen sehr klein sind; die Aufzeichnungen sind dann entweder mikroskopisch (Hensen's Sprachzeichner), oder es muss ein gewichtsloser Schreibhebel verwendet werden, am besten ein Lichtstrahl, welcher von einem an der Membran befestigten Spiegelchen reflektirt wird und auf photographisches Papier fällt (Phonophotographie, Hermann). Ueber den zur unmittelbaren Reproduktion des Schalles geeigneten Phonographen und die Gewinnung von Kurven mittels desselben s. unter Sprache.

1. Töne und Klänge im Allgemeinen.

Wenn ein materieller Punkt pendelartig um eine Gleichgewichtslage schwingt, und in der Zeiteinheit n Schwingungen macht, so ist sein Abstand y von der Gleichgewichtslage zur Zeit t:

$$y = a . \sin 2\pi n t. \qquad (1)$$

Der Werth von y schwankt periodisch zwischen den Grössen $+a$ und $-a$; a ist also die Amplitude der Schwingung (über den Begriff Intensität s. Kap. XII.) Die von einer solchen Schwingung gezeichnete Kurve (s. oben) ist eine einfache Sinuskurve.

Meist sind die musikalischen Schwingungen, wenn auch periodisch, nicht einfach pendelartig. Ist y eine periodische Funktion von t, so lässt sich nach Fourier's Lehrsatz die Funktion in eine aus harmonischen Sinus- und Kosinus-Funktionen zusammengesetzte Reihe entwickeln, dieselbe lautet:

$$\begin{aligned} y = A_0 &+ a_1 \cos 2\pi . nt + a_2 \cos 2\pi . 2nt + a_3 \cos 2\pi . 3nt + \ldots \\ &+ b_1 \sin 2\pi . nt + b_2 \sin 2\pi . 2nt + b_3 \sin 2\pi . 3nt + \ldots \end{aligned} \qquad (2)$$

Hierin lassen sich je zwei unter einander stehende Glieder zu einem einzigen vereinigen, wenn man setzt:

$$\sqrt{a_1^2 + b_1^2} = A_1, \qquad \sqrt{a_2^2 + b_2^2} = A_2 \text{ u. s. w.}$$

und

$$\frac{a_1}{b_1} = tg\, c_1, \qquad \frac{a_2}{b_2} = tg\, c_2 \text{ u. s. w.}$$

Man erhält alsdann:

$$y = A_0 + A_1 \sin (2\pi . nt + c_1) + A_2 \sin (2\pi . 2nt + c_2) + \ldots \qquad (3)$$

y stellt sich also dar als eine Summe von Gliedern, deren jedes eine pendelartige Schwingung bedeutet; diese „Theilschwingungen" haben die Schwingungszahlen

$$n, \ 2n, \ 3n \text{ u. s. w.}$$

und die Amplituden A_1, A_2, A_3 . . . Die Grössen c_1, c_2, c_3 . . . bedeuten, dass die einzelnen Glieder verschiedene Phasen haben. Ist die Funktion $y = F(t)$ gegeben, so lassen sich jedesmal die Amplituden A und die Phasenabweichungen c

durch Rechnung finden. Dasselbe ist der Fall, wenn der Verlauf von y durch eine empirisch (z. B. phonautographisch, s. oben) gewonnene Kurve dargestellt und eine genügende Anzahl von Ordinaten derselben gemessen sind.

Eine einfach pendelartige Schwingung, resp. die ihr entsprechende Schallempfindung nennt man einen Ton, jede andere periodische Schwingung einen Klang (Helmholtz). Der Klang lässt sich, wie aus dem Gesagten hervorgeht, als eine Summe von Tönen betrachten, deren Schwingungszahlen sich wie die ganzen Zahlen verhalten; man nennt sie die Theiltöne oder Partialtöne, den tiefsten auch den Grundton, die übrigen dessen harmonische Obertöne. Tonschwingungen unterscheiden sich also von einander nur durch Schwingungszahl und Amplitude, Klangschwingungen dagegen durch die Schwingungszahl des Grundtons (nach welchem ihre Note benannt wird) und das Amplitudenverhältniss seiner Obertöne, welches die Klangfarbe oder das Timbre bedingt. Das Phasenverhältniss spielt für das Hören keine Rolle (s. Kap. XII.).

Die Zerlegung eines Klanges in seine Partialtöne geschieht am einfachsten durch Mittönen oder Resonanz (Helmholtz). Durch einen einfachen Ton werden fast ausschliesslich die Körper in Mitschwingung versetzt, welche dieselbe Schwingungszahl haben; durch einen Klang aber alle diejenigen, deren eigene Schwingungszahl mit der eines seiner Partialtöne übereinstimmt, und zwar genau in dem Verhältniss, welches den einzelnen Partialtönen bei der Zerlegung des Klanges nach der Fourier'schen Reihe zukommt. In einer Reihe von leicht mittönenden Körpern (Resonatoren) werden also diejenigen angesprochen, welche den Partialtönen entsprechen, und zwar genau im Verhältniss der Amplituden der letzteren. Als Resonatoren benutzt man meist mit zwei Oeffnungen versehene Glas- oder Blechkugeln, oder Trichter, deren eine Oeffnung in den Gehörgang passt. Wird der Resonator mit einer eine Flamme speisenden Gasleitung so verbunden, dass er nur durch eine feine Membran von ihr getrennt ist, so kann man seine Schwingungen durch die Flamme sichtbar machen, indem man dieselbe mit einem rotirenden Spiegel betrachtet (R. König).

Ebenso kann man auch umgekehrt Klänge aus einfachen Tönen zusammensetzen. Methoden hierzu s. unter Sprache.

2. Die Klänge der Zungen und Zungenpfeifen.

Unter Zungen im akustischen Sinne versteht man elastische Platten, welche in einer Oeffnung so angebracht sind, dass ein durch die Spalten an den Rändern der Platte geblasener Luftstrom sie in

Schwingungen versetzt, etwa wie ein Fiedelbogen die Saite; da die Schwingungen zugleich dem Luftstrom eine periodische Verstärkung und Schwächung ertheilen, indem sie die Spalten weiter und enger machen, so ist der Klang weit stärker, als wenn die Zunge allein auf irgend eine Weise in Schwingungen versetzt wird. Starre, metallene oder hölzerne Zungen besitzen die Kindertrompete, die Maultrommel, das Harmonium, die Zungenpfeifen der Orgel, die Klarinette, Oboe, das Fagott; membranöse Zungen der Kehlkopf in den Stimmbändern, und die Blechinstrumente (Trompete, Horn etc.) in den Lippen des Blasenden.

Künstlich kann man eine membranöse Zunge sich herstellen, indem man über das Ende eines Holz- oder Papprohrs zwei Kautschukblätter so spannt, dass ihre Ebenen dachförmig zusammenlaufen, und an der Berührungsstelle eine Spalte bleibt.

Bei starren Zungen ist die Schwingungszahl

$$n = k.\frac{h}{l^2}\sqrt{\frac{gE}{s}},$$

worin k eine Konstante, h die Dicke, l die Länge, s das spez. Gewicht der Platte, E ihr Elastizitätsmodulus und g die Beschleunigung des Falls. Bei membranösen Zungen befolgt dagegen annähernd die Schwingungszahl das gleiche Gesetz wie bei Saiten. Für letztere ist

$$n = \frac{1}{2l}\cdot\sqrt{\frac{gP}{qs}},$$

worin, bei sonst gleicher Bedeutung der Buchstaben, P die Spannung, in Gewicht ausgedrückt, und q den Querschnitt bezeichnet; sie ist also hier der Länge umgekehrt, der Wurzel der Spannung direkt proportional. Bei membranösen Zungen hängt die Spannung P auch von der Stärke des Anblasens ab, welche demnach den Ton erhöht. Die Schwingungen n sind aber nur die des Grundtons; durch Schwingen in Knoten kommen noch Obertöne, etwa bis zum 6. oder 8. nachweisbar, hinzu.

Zungenpfeifen nennen die Meisten die Verbindung einer Zunge mit einem Rohr (manche nennen jede in einem Rahmen schwingende Zunge eine Zungenpfeife); den Rohrabschnitt vor der Zunge nennt man Windrohr, den anderen Ansatzrohr. Das Ansatzrohr giebt für sich einen Ton, dessen Schwingungszahl annähernd

$$n = \frac{c}{2l}, \text{ resp. } n = \frac{c}{4l},$$

je nachdem die Pfeife offen oder gedeckt ist; hierin ist l die Rohrlänge und c die Schallgeschwindigkeit in der Luft. Die Ansatzröhren können den Zungenton durch Interferenz vertiefen, und zwar nach folgendem Gesetze (W. Weber, Willis): Das Rohr lässt den Ton unverändert, wenn es die Länge l hat, bei welcher sein Eigenton dem Zungenton gleich ist, oder wenn es $2l$, $3l$, $4l$ etc. lang ist. Ehe es aber die

Länge l, $2l$, $3l$ . . . erreicht, findet jedesmal eine Vertiefung statt, welche unmittelbar vor l bis auf $\frac{1}{2}n$, vor $2l$ nur bis $\frac{3}{4}n$, vor $3l$ bis $\frac{5}{6}n$ etc. geht, bei den Längen l, $2l$ etc. springt der Ton jedesmal auf die ursprüngliche Höhe zurück. Beim Kehlkopf existirt übrigens kein höhenändernder Einfluss des Ansatzrohrs, weil dasselbe zu weich und unregelmässig ist. Dagegen wirkt es auf die Klangfarbe ein.

3. Die stimmbildenden Vorrichtungen.

Die Stimmbänder sind, wie ein Frontalschnitt durch den Kehlkopf lehrt (Fig. 57), zwei prismatische, sagittal gestellte Massen a, a, welche zwischen ihren inneren scharfen Kanten eine Spalte, die Stimmritze, frei lassen; die innere Kante ist rein ligamentös und der eigentlich schwingende Theil. Die Stimmbänder sind vorn dicht neben einander an der hinteren Fläche des Schildknorpels befestigt; dieser Insertionspunkt kann, vermöge der Drehbarkeit des Schildknorpels um eine frontale, durch seine Gelenke am Ringknorpel gehende Axe, einen Bogen beschreiben, welcher von hinten (und oben) nach vorn und etwas nach unten geht; die Stimmbänder werden dadurch gespannt und entspannt. Die hinteren Insertionspunkte beider Stimmbänder sind getrennt, jeder am Proc. vocalis eines Giessbeckenknorpels; sie können der Hauptsache nach eine Bewegung von innen nach aussen ausführen; hierdurch kann die Stimmritze bis zum Schluss verengt, und umgekehrt weit geöffnet werden, und zwar, da die vorderen Insertionspunkte stets vereinigt bleiben, in Gestalt eines nach hinten offenen Winkels.

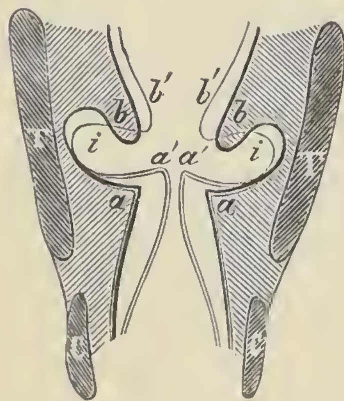


Fig. 57.

T Durchschnitt des Schildknorpels, *C* desgl. des Ringknorpels, *a* wahres, *b* falsches Stimmband in Ruhestellung, *a'* *b'* dieselben in Intonationsstellung, *i* Morgagni'sche Tasche.

Die Giessbeckenknorpel („Stellknorpel", Ludwig, weil sie für die Stellung der Stimmbänder massgebend sind) sind zwei auf dem abschüssigen Theile des oberen Randes der Ringknorpelplatte aufsitzende dreiseitige Pyramiden mit nach oben gerichteter Spitze und (nach vorn convex) gekrümmter Axe. Ihre Basis, welche die Gelenkfläche besitzt, stellt annähernd ein stumpfwinkliges Dreieck (*A* in der schematischen Fig. 58) dar, dessen stumpfer Winkel fast verstrichen ist; der vordere spitze Winkel v ist der Proc. vocalis (s. oben), der hintere m ist wulstig und heisst wegen der Muskelansätze Proc. muscularis. Die Gelenke sind der Hauptsache nach Charniere, deren Axen aa' nach hinten und oben konvergiren, die Charnierbewegung muss also den Proc. vocalis mit der Hebung zugleich nach aussen, mit der Senkung zugleich medianwärts bewegen. Schon die Charnierbewegung also macht Schliessung und Oeffnung der Stimmritze. Ausgiebiger aber wird dieselbe noch dadurch, dass der Giessbeckenknorpel, da seine Gelenkfläche in der Axenrichtung kürzer ist

als die des Ringknorpels, längs der Axe etwas gleiten kann (also zwischen aussen unten und innen oben), und ausserdem wegen der geringen Berührungsfläche auch eine rotatorische Bewegung um seine eigene Längsaxe ausführen kann, welche den Proc. vocalis am wirksamsten ab- und adduciren muss. In Fig. 58 stellt A' die gleitende Verschiebung nach innen und oben, A'' die Rotationen dar.

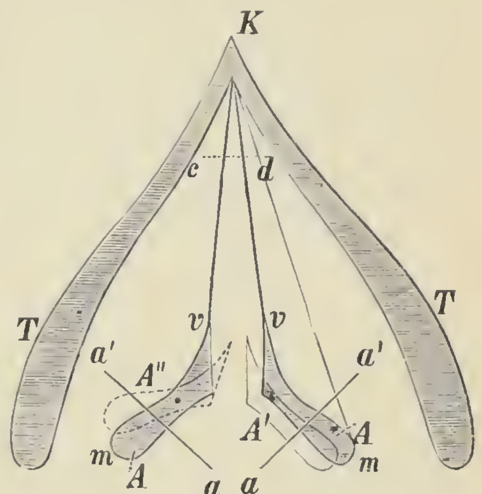


Fig. 58.

Von den Muskeln wirkt:

1. der Cricothyreoideus durch Herabziehung des Schildknorpels oder Heraufziehung des Ringknorpels (welcher von beiden der relativ feste Theil ist, ist für das Stimmband gleichgültig; nach Martel, Hooper u. A. soll es der Schildknorpel sein) verlängernd und spannend auf die Stimmbänder. Seine schräg nach aussen aufsteigenden Fasern wirken ausserdem auf den kielförmig vorspringenden Schildknorpel des Mannes etwas seitlich komprimirend (Komponente *cd* in Fig. 58), den Kiel also vortreibend, was die spannende Wirkung verstärken muss. Endlich hat der Muskel bei geöffneter Stimmritze wegen des schrägen Verlaufs der Stimmbandränder *Kv* eine gewisse adduzirende (die Glottis verengende) Komponente.

2. Der Thyreoarytaenoideus (auch Vocalis genannt, welcher das prismatische Stimmband fast ganz mit Muskelfasern verschiedenster Richtung ausfüllt, ist in seiner Wirkung am schwersten verständlich. Da er beide Insertionen des Stimmbandes einander nähert, so ist er vor Allem Antagonist des Cricothyreoideus und Verkürzer und Abspanner des Stimmbandes. Zugleich aber muss er das Prisma verdicken. Die Vorwärtsbewegung des Giessbeckenknorpels hat aber zugleich (p. 342) eine stimmritzenschliessende Wirkung, welche noch verstärkt wird durch die schrägen Fasern von der Richtung *Km*, welche durch Rotation schliessend wirken. Die vertikalen Fasern wirken ausserdem abplattend auf das Prisma und drängen seine scharfe Kante nach innen (was der erweiternden Tendenz des Luftstroms entgegenwirken soll, Jelenffy). Ob ausserdem Partialkontraktionen das Stimmband in schwingende und nicht schwingende Abtheilungen gliedern, also wie der greifende Finger beim Geigenspiel wirken können, ist unentschieden. Ein Theil der Fasern endlich strahlt in das falsche Stimmband ein (Taschenbandmuskel, Rüdinger).

3. Die beiden Cricoarytaenoidei, lateralis und posticus,

können anscheinend sowohl vereinigt, wie auch antagonistisch wirken. Vereint drehen sie den Giessbeckenknorpel um seine Gelenkaxe nach hinten, öffnen also die Stimmritze und spannen zugleich etwas das Stimmband. Die öffnende Wirkung hat aber in noch höherem Grade der für sich allein wirkende posticus in Folge der Drehung nach A, während der lateralis allein wirkend nach A'' dreht, also schliessend wirkt.

4. Die Interarytaenoidei (transversus und obliqui) schieben erstens beide Giessbeckenknorpel zusammen, womit Schliessung der Stimmritze und namentlich des zwischen beiden Knorpeln liegenden Raumes (fälschlich „Athemritze" genannt; das Athmen geschieht durch die geöffnete eigentliche Stimmritze), und in gewissem Grade auch Anspannung der Stimmbänder verbunden ist. Mit den Oeffnern zusammenwirkend drehen sie die Giessbeckenknorpel nach hinten innen um ihre Längsaxe, so dass sie nur mit den hinteren inneren Kanten zusammenstossen.

Die Muskeln der Epiglottis und die äusseren Kehlkopfmuskeln können hier übergangen werden.

Hiernach wirken 1) verlängernd und spannend: Cricothyreoideus, Interarytaenoidei, 2) verkürzend und abspannend: Thyreoarytaenoideus, 3) verengernd oder schliessend: Thyreoarytaenoideus, Cricoarytaenoideus lateralis, Interarytaenoidei, 4) öffnend: Cricoarytaenoideus posticus, auch zusammen mit dem lateralis. Ferner haben alle Spanner eine schliessende, alle Oeffner eine spannende Komponente. Die Spannung der Stimmbänder kann durch künstliche Reizung der Spannmuskeln bei Hunden bis fast 1 kg getrieben werden (Réthi).

Sind alle Muskeln erschlafft, so bewirkt die blosse Elastizität der Bänder oder die überwiegende der Oeffner mässiges Offenstehen der Stimmritze. Dies ist daher die Stellung in der Leiche. Sie lehrt, dass das einfache Offenhalten der Glottis, die Bedingung des Athmens, keine Muskelarbeit erfordert.

Im Leben lässt sich die Stimmritze mittels des Kehlkopfspiegels oder Laryngoskops beobachten. Beim ruhigen Athmen ist sie weniger weit als in der Leiche, erweitert sich aber mit jeder Inspiration (p. 133), und mit tiefer Inspiration ad maximum. Bei jeder Stimmgebung nähern sich die Stimmbänder bis fast zum Verschluss, und schliessen sich völlig luftdicht bei der Bauchpresse, beim Husten u. s. w.

Der Kehlkopfspiegel von Garcia besteht in einem gestielten Spiegelchen, welches (erwärmt, um das Beschlagen zu verhindern) an das Gaumensegel angedrückt wird, und mit den Axen des Kehlkopfs und der Mundhöhle Winkel von 45° bildet. Beleuchtet wird der Spiegel durch direktes Sonnenlicht oder reflektirtes Lampenlicht; der Beobachter blickt im letzteren Falle durch eine Oeffnung des Reflektors.

Fig. 59 und 60 stellen schematisch das laryngoskopische Bild dar, Fig. 59 bei ruhiger Einathmung und weiter Stimmritze (in der Tiefe derselben erscheinen die Knorpelringe und die Theilungsstelle der Luftröhre), Fig. 60 für Intonationsstellung. Bei tiefster Einathmung ist die Stimmritze noch weiter als in Fig. 59 und in der Mitte winklig nach aussen gezogen, so dass sie einen Rhombus bildet.

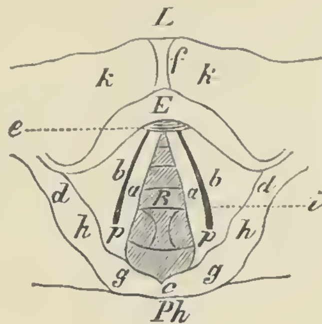


Fig. 59.

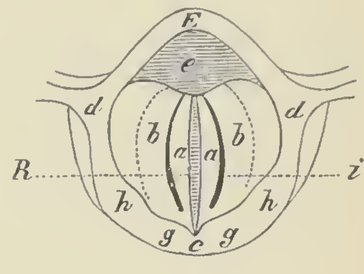


Fig. 60.

L Zungengrund, *Ph* Pharynx, *E* Rand der Epiglottis, *e* hintere Fläche derselben, *k* Sinus glosso-epiglotticus, *f* Frenulum epiglottidis, *R* Rima glottidis, *a* wahres, *b* falsches Stimmband, *i* Eingang in die Morgagni'sche Tasche, *c d* Lig. ary-epiglotticum, *p* Processus vocalis, *g* Wulst des Santorini'schen, *h* desgl. des Wrisberg'schen Knorpels.

Zur Beobachtung der Stimmbandschwingungen kann der Kehlkopfspiegel mit einer stroboskopischen Vorrichtung oder phasisch intermittirender Beleuchtung verbunden werden (Mach, Oertel u. A.). Bei ungleicher Spannung beider Stimmbänder (aus nervösen Ursachen) können alternirende Schwingungen derselben auftreten, so dass beide Bänder entgegengesetzte Phasen haben (Koschlakoff, Simanowski).

Die falschen oder oberen Stimmbänder sind anscheinend nur Befeuchtungsapparate für die wahren, können aber ebenfalls einander stark genähert werden und den Kehlkopfverschluss vervollständigen, ja selbstständig bewirken; ihr Mechanismus ist noch nicht völlig klargestellt. Die zwischen oberen und unteren Stimmbändern liegenden, aussen nach oben umbiegenden Höhlungen, die Morgagni'schen Taschen (Fig. 57, 59, 60), werden meist als Resonanzräume betrachtet.

Die motorische Innervation des Kehlkopfs geschieht durch den R. laryngeus inferior (recurrens) n. vagi; den Cricothyreoideus versorgt der R. laryngeus superior. Einseitige Recurrenslähmungen (z. B. des linken durch Aneurysmen des Aortenbogens) lähmen das gleichseitige Stimmband und machen dadurch Aphonie; jedoch geht ein Theil der Fasern des Recurrens sowie des Laryngeus sup. über die Mittellinie auf die gleichnamigen Muskeln der anderen Seite über.

Beim Kaninchen giebt auch der R. pharyngeus n. vagi einen Zweig (R. laryngeus medius), hauptsächlich an den Cricothyreoideus, ab (Exner). Recurrenslähmung macht Adduktion des Stimmbandes; ob dieselbe vom Ueberwiegen des Cricothyreoideus (Exner & Wagner), welcher eine adduzirende Komponente hat (p. 343), herrührt, ist streitig. Ueber die wechselnden Wirkungen der Recurrensreizung s. oben p. 286, über Atrophie nach Durchschneidung des Laryngeus sup. p. 290.

Sensibler Nerv des Kehlkopfs ist der R. laryngeus sup.; dass auch der Recurrens sensible Fasern enthalte (Burkart), wird bestritten. Der Laryngeus superior wirkt auch gefässerweiternd und sekretorisch auf die Schleimhaut (Hédon).

4. Die Stimmbildung.

Die Anblasung der zu einer Spalte verengten Stimmritze (vgl. Fig. 57, *a' a'* und Fig. 60, *R*), welche auch am ausgeschnittenen Kehlkopf Stimmtöne hervorbringt, geschieht durch den Exspirationsmechanismus. Gute Sänger sollen nur die Thoraxexspiration wirken lassen (Piltan). Der hierzu nöthige Druck ist an ausgeschnittenen Kehlköpfen je nach der Intensität der Töne zu 13—135 mm Wasser bestimmt worden (J. Müller). Bei Menschen mit Luftröhrenfistel, an welche ein Manometer angesetzt wurde, betrug er 140—200 mm Wasser (Cagniard-Latour, Grützner), stieg aber bei lautem Rufen bis fast 1 m. Bei höheren Tönen ist er cet. par. stärker als bei tieferen. Wird ein Ton von piano auf forte getrieben, so muss zur Kompensation der durch das stärkere Anblasen bewirkten Erhöhung (p. 341) eine vertiefende Wirkung der Kehlkopfmuskeln eintreten; die höchsten Töne können, wenigstens mit der Bruststimme, nur forte angegeben werden. Als hauptsächlichste, durch Länge und Spannung der Stimmbänder abstimmende Muskeln müssen der Cricothyreoideus und der Thyreoarytaenoideus (Vocalis) betrachtet werden. Die Epiglottis pflegt sich bei tiefen Tönen zu senken und bei hohen zu heben; jedoch hat sie wahrscheinlich keine die Höhe bedingende Bedeutung, sondern ihre Stellung ist nur von Einfluss auf die Klangfarbe (Walton); dasselbe gilt von den Stellungen der oberen Stimmbänder.

Beim Singen hebt sich der Kehlkopf um so mehr, je höher die Töne sind; diese durch die äusseren Kehlkopfmuskeln bewirkte Einstellung erfolgt wahrscheinlich ebenfalls lediglich im Interesse der Resonanz.

5. Der Klang und die Register der Stimme.

Schon p. 342 ist bemerkt, dass das Ansatzrohr des Kehlkopfes, bestehend aus Vestibulum laryngis, Cavum pharyngonasale, Mund- und Nasenhöhle mit ihren Anhängen, auf die Höhe des Stimmtons keinen Einfluss hat (J. Müller). Dagegen modifizirt es den Stimmklang durch resonatorische Verstärkung einzelner Partialtöne, und bei der Sprache auch auf andere Weise (vgl. sub II.). Die gleiche Note klingt bei verschiedenen Sängern sehr verschieden, und dieselbe Person kann ihren Stimmklang durch willkürliche Veränderungen im Ansatzrohr sehr variiren; das Singenlernen besteht grossentheils in dem Erlernen der zweckmässigsten Stellungen. So nimmt bei absichtlich hochgestelltem Kehlkopf und dadurch verkürztem Ansatzrohr (z. B. beim Bauchreden) die Stimme einen gedrückten Charakter an, und bei Senkung des Gaumensegels, so dass die Nase stark resonirt, den sogenannten nä-

seln den; gewöhnlich wird bei der Phonation das Gaumensegel gehoben, aber der Zugang zur Nase nicht völlig abgeschlossen, wie man mit einem Flämmchen vor den Nasenlöchern nachweisen kann.

Nach Sänger beruht das Näseln nur auf stärkerer Resonanz des Nasenrachenraums, indem der Zugang zur Mundhöhle durch Senkung des Velum und Hebung des Zungenrückens verengt wird.

Beim Singen unterscheidet man verschiedene Stimmarten, welche sich durch Produktionsweise und Klang, hauptsächlich aber durch die Höhenlage unterscheiden, und welche man in Analogie mit den Orgelregistern als die Register der Stimme bezeichnet. Die beiden hauptsächlichsten sind die Brust- und die Fistelstimme.

Die Bruststimme ist die normale Stimmart, welche zugleich am wenigsten anstrengt und die längste Tondauer gestattet, weil durch die wenig geöffnete Stimmritze die Luft langsam entweicht. Sie kommt scheinbar aus der Brust, weil deren Luftinhalt stark resonirt; dies ist u. A. durch den Fremitus pectoralis, ein mit der Hand fühlbares Schwirren der Brustwand, erkennbar.

Die Fistelstimme ist eine mit grösserer Anstrengung verbundene Stimmart, welche eine durchweg höhere Tonlage hat und zur Erzwingung der höchsten Töne benutzt wird. Sie hat ihren scheinbaren Ort im Kopfe, und heisst daher auch Kopfstimme, weil die Resonanz im Ansatzrohr am stärksten ist; ihr Klang ist weicher und an Obertönen ärmer. Der Kehlkopf ist stark gehoben und nach hinten gezogen, die Stimmritze weniger geschlossen; die falschen Stimmbänder stark gespannt und den wahren genähert, nach Einigen sogar aufliegend. Man nimmt an, dass die wahren Stimmbänder nur mit ihrem innersten Rande (Lehfeldt, Réthi) oder mit Bildung einer dem Rande parallelen Knotenlinie (Oertel) schwingen, sei es in Folge besonderer Kontraktionsart des M. vocalis, sei es durch das Aufliegen des oberen Stimmbandes längs der Knotenlinie. Die Kleinheit des schwingenden Theiles erklärt die Höhe der Töne; die Weite der Stimmritze ferner die Anstrengung, die schnellere Erschöpfung des Luftvorrathes und die stärkere Resonanz des Kopfes.

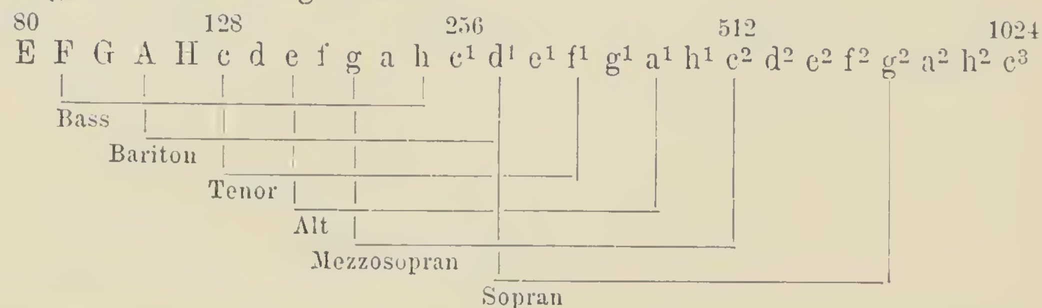
Auch in der Tiefe giebt es besondere Register, welche als Strohbass und Kehlbass bezeichnet werden, auf deren Entstehung aber hier nicht eingegangen werden kann.

6. Der Umfang, die Lage und Genauigkeit der Stimme.

Der Umfang gewöhnlicher Singstimmen beträgt für die Brusttöne bis zu 2 Oktaven, bei Kindern viel weniger (im 6. Jahre 1 Oktave,

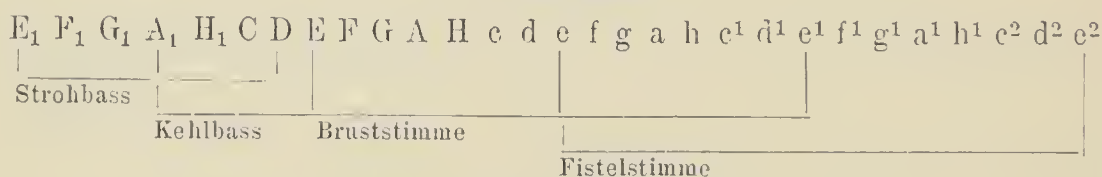
dann allmählich zunehmend, PAULSEN). Ihre Lage hängt hauptsächlich von den Dimensionen des Kehlkopfes ab, und ist daher beim Manne, dessen kielförmig vorstehender Schildknorpel lange Stimmbänder bedingt, am tiefsten; sie erreicht aber diese Tiefe erst durch das plötzliche Wachsthum des Kehlkopfs bei der Pubertät (Stimmwechsel, Mutation). Kastraten und Hypospaden behalten zeitlebens eine hohe Stimme. Bei beiden Geschlechtern giebt es tiefere und höhere Stimmlagen.

Die gewöhnlichen Lagen sind:

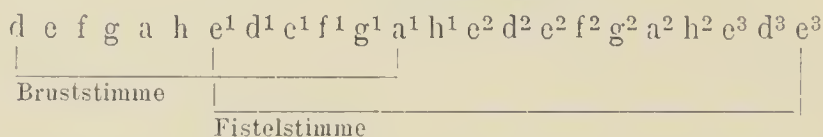


In ungewöhnlichen Fällen geht der Bass herab bis F_1 (42) und der Sopran hinauf bis a^3 (1708). Im mittleren Lebensalter ist der Stimmumfang am grössten. — Den Einfluss der Register zeigt folgende Uebersicht (nach ROSSBACH):

für den Mann:



für das Weib:



Im Einsetzen des richtigen Tones sind die Kehlkopfmuskeln der Sänger ungemein geübt, wenn man die Schwierigkeiten der Kompensation (p. 346) bedenkt. Beim Nachsingen eines angegebenen Tones beträgt der mittlere Fehler nur $\pm$ 0,357 pCt. der Schwingungszahl, doch weicht der Ton durch zeitweises Detoniren bis $\pm$ 1,54 pCt. ab; dies wurde ermittelt, indem man den originalen und den gesungenen Ton phonautographisch aufschrieb und die Differenz der Vibrationen zählte (HENSEN & KLÜNDER); auch kann man gegen eine manometrische Flamme singen (p. 340), welche sich in einem an einer horizontal schwingenden Stimmgabel befestigten Spiegelchen reflektirt; der Ton der Stimmgabel wird nachgesungen; die durch die Zusammensetzung der horizontalen Spiegel- und der vertikalen Flammenoscillation entstehenden Figuren lassen die Abweichung erkennen (HENSEN).

Anhang. Die Thierstimmen.

Bei den Säugethieren verhält sich das Stimmorgan wie beim Menschen, die Stimme ist aber viel einförmiger. Bei den Vögeln ist der eigentliche (obere) Kehlkopf an der Stimmgebung nicht betheiligt; der untere, meist an der Theilungsstelle der Luftröhre liegende Kehlkopf besitzt mediane und laterale Membranen welche sich durch muskuläre Anziehung der Bronchi gegen die Trachea nach innen

einfalten und zwischen sich eine Spalte bilden, welche angeblasen wird. Unter den Amphibien besitzen besonders die nackten, z. B. die Frösche, in ihrer Stimmlade wahre Stimmbänder, deren Ton bei den männlichen Eskulenten durch ausstülpbare Schallblasen verstärkt wird. Einzelne Fische geben Töne von sich, deren Natur noch nicht aufgeklärt ist; bei einigen rühren sie von der Reibung rauher Knochentheile gegen einander her (J. Müller, Haddon). Bei den übrigen Thieren giebt es zwar mannigfache stimmartige Geräusche, deren sehr verschiedenartige Entstehungsarten (z. B. durch Reiben gezahnter Schrillleisten bei den Heuschrecken, durch Anreissen einer Trommelmembran bei der Cicade) mit der menschlichen Stimme keine Analogie haben.

II. Die Sprache.

Die dem Menschen durchaus eigenthümliche Sprache setzt sich aus Klängen und Geräuschen zusammen, an welchen sich meist, aber nicht nothwendig, die Kehlkopfstimme betheiligt, welche aber hauptsächlich im Ansatzrohr des Stimmapparates entstehen. Das Sprechen ohne Stimme heisst Flüstern.

Die Beobachtung der sprachbildenden Bewegungen geschieht theils durch Inspektion der Mundhöhle, wenn der Mund offen ist, theils durch Palpation mittels des in den Mund eingeführten Fingers. Die Anliegestellen der Zunge bei den Konsonanten kann man durch Bestreuen der Zunge mit gefärbten Pulvern markiren (Grützner). Neuerdings hat man auch angefangen, die Bewegungen der Mundtheile graphisch zu verzeichnen (Marey). Um über Offensein oder Verschluss des hinteren Naseneinganges zu entscheiden, bringt man vor die Nasenlöcher eine Kerzenflamme oder einen blanken Spiegel; Defekte der Nase gestatten zuweilen direkte Beobachtung. Endlich sind viele Sprachverhältnisse durch Beobachtung der Sprache bei pathologischen Missbildungen (Mangel, Adhaesionen des Gaumensegels etc.) aufgehellt worden.

1. Die Vokale.

a. Die Bildung der Vokale.

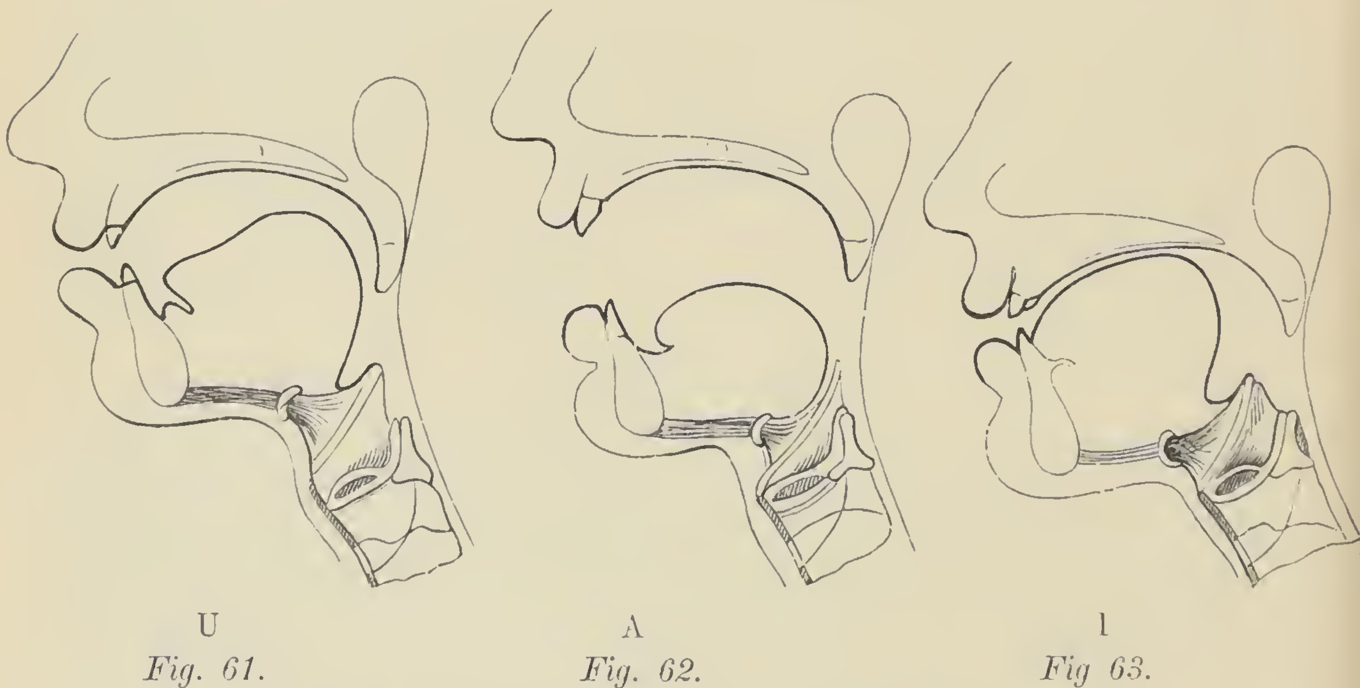
Die Vokale entstehen durch Anblasen der Mundhöhle mit oder ohne Stimme; die Mundhöhle nimmt für jeden Vokal eine besondere Gestalt an, welche beim lauten Aussprechen und beim Flüstern die gleiche ist. Die Veränderungen bestehen: 1. in der Grösse und Gestalt der Mundöffnung: dieselbe ist am grössten bei A, wird kleiner bei O, am kleinsten bei U; auch bei E und I wird sie kleiner als bei A, mehr als die Lippen nähern sich aber hier die Zahnreihen. 2. In der Lage und Gestalt der Zunge: bei A ist dieselbe auf den Boden der Mundhöhle niedergelegt, bei O und noch mehr bei U mit ihrem hinteren Theil dem weichen Gaumen genähert, vorn niedergedrückt, bei E und namentlich bei I im Gegentheil vorn dem harten Gaumen genähert und hinten niedergedrückt. 3. In der Stellung des Kehlkopfs: der-

selbe rückt etwas nach oben, am wenigsten bei U, am stärksten bei I; die Reihenfolge der Hebungen ist U, O, A, E, I. 4. In der Stellung des Gaumensegels: dasselbe wird behufs Absperrung der Nasenhöhle gehoben, am wenigsten bei A, am vollständigsten bei I; Reihenfolge A, E, O, U, I. Bei den nasalirten Vokalen ist umgekehrt die Mundhöhle abgesperrt, indem das Gaumensegel dicht an die Zungenwurzel anschliesst (bei den französischen Nasales unvollständig, Löwenberg). Der Verschluss des Nasenrachenraums ist bei der Hebung nie so vollständig wie beim Schlucken (Voltolini, Falkson).

Die Gestalten, welche hiernach der Resonanzraum des Mundes annimmt, sind annähernd folgende: bei A ein nach vorn weit geöffneter Trichter, bei O und U eine bauchige Flasche, deren Hals nach hinten liegt, bei E und I eine ebensolche, jedoch mit nach vorn liegendem Halse.

Den sog. Zwischenvokalen oder Umlauten (Oa, Ä, Ö, Ü) entsprechen Stellungen, welche zwischen denen der angrenzenden Vokale liegen.

Die Fig. 61—63 (nach Grützner) geben eine Anschauung von der Stellung der Mundtheile bei den Vokalen U, A und I.



U *Fig. 61.* A *Fig. 62.* I *Fig 63.*

b. Das Wesen und die Reproduktion der Vokale.

Das Wesen der Vokale lässt sich am leichtesten an den geflüsterten Vokalen feststellen. Hier sind sie nämlich Geräusche, welche eine bestimmte vorherrschende Tonhöhe erkennen lassen, am besten, wenn man mehrere Vokale hintereinander flüstert (Donders); einige Vokale haben zwei solche Töne. Jedoch sind die Angaben über die Tonhöhen sehr verschieden, mit Ausnahme der Thatsache, dass sie

bei U sehr tief, bei E und besonders bei I sehr hoch sind. Offenbar entstehen diese Geräusche durch das Anblasen des Mundhöhlenraumes, und ähnliche Geräusche erhält man auch durch Anblasen künstlicher Behälter von flaschenförmigem und ähnlichem Lumen.

Viel schwieriger ist das Wesen der lauten Vokale festzustellen. Auf den verschiedensten Wegen lässt sich jedoch zeigen, dass sie Klänge sind, welche sich durch das Intensitätsverhältniss ihrer Partialtöne unterscheiden. Darüber jedoch gingen lange die Meinungen auseinander, ob dies Intensitätsverhältniss für jeden Vokal ein konstantes, von der Höhe, auf welche er gesungen wird, unabhängiges ist, d. h. ob der Unterschied lediglich auf dem relativen Moment beruht, wie bei den Klangfarben der Instrumente (Helmholtz 1858, v. Qvanten, Schneebeli u. A.), oder ob ein charakteristischer Ton von absoluter Höhe, nämlich der Mundhöhlenton (s. oben), dem Stimmklang unabhängig von dessen Höhe sich beimischend, den Vokal bestimmt (Helmholtz 1863), oder ob sowohl ein relatives als ein absolutes Moment zur Vokalbildung beitragen (Auerbach).

Diese Frage ist neuerdings im Sinne des absoluten Moments entschieden worden, und zwar auf folgendem Wege:

1. Der Edison'sche Phonograph giebt aufgesungene Vokale nur dann unverändert wieder, wenn sie mit gleicher Note, d. h. mit gleicher Drehgeschwindigkeit reproduzirt werden; bei veränderter Note geht der Charakter des Vokals verloren (Hermann). Die Klangkurve des Vokals hat also bei verschiedener Note verschiedene Gestalt, nach der Theorie der relativen Momente müsste sie gleiche Gestalt haben.

Der Phonograph besteht in seiner neueren Form aus einem mit gleichmässiger Geschwindigkeit sich drehenden Paraffin-Wachs-Cylinder (*C* in den schematischen Figuren 64, 65), gegen welchen beim Singen oder Sprechen ein an einer Glasmembran

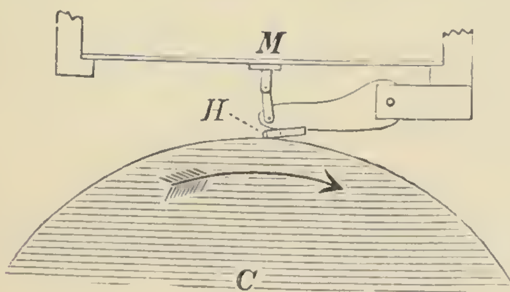


Fig. 64.

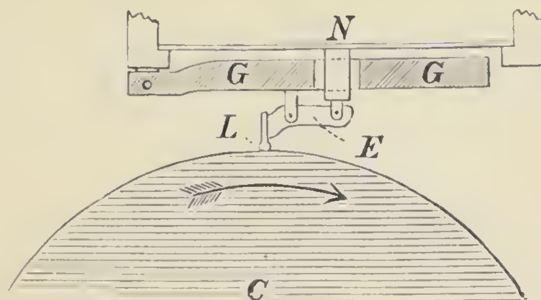


Fig. 65.

M befestigtes Hohlmesser *H* durch die Elastizität der Membran gedrückt wird. Der Cylinder verschiebt sich bei der Drehung zugleich in der Richtung seiner Axe vermöge eines sehr feinen Schraubengewindes. Der *M* in Schwingung versetzende Schall bewirkt Eingrabungen in den Wachscylinder, von wechselnder Breite und Tiefe. Zur Reproduktion des Schalls lässt man einen mit einem kugligen Köpfchen

endenden Läufer L (Fig. 65), durch ein Gewicht G beschwert, den Eingrabungen folgen, und mittels des Hebels E auf die Glasplatte N zurückwirken: diese macht dann genau dieselben Bewegungen, welche die Platte M gemacht hatte, und reproduzirt mit vollkommener Treue den Schall, wenn der Cylinder mit gleicher Geschwindigkeit wie beim Aufschreiben sich dreht.

Der obige Vokalversuch war schon früher mit einer weniger vollkommenen Form des Phonographen mehrfach angestellt worden: die Einen (Graham Bell) hatten einen Einfluss der Drehgeschwindigkeit behauptet, die Andern (Jenkin & Ewing, Grützner) ihn bestritten.

Das Prinzip des Phonographen ist mehrfach nachgeahmt und in interessanter Weise modifizirt worden (Graphophon, Grammophon etc.). Beim Berliner'schen Grammophon dreht sich statt des Cylinders eine Metallscheibe, und eine mit der Membran verbundene Nadel lehnt so auf der Scheibe, dass sie durch die Schwingungen auf der Scheibe in radialer Richtung hin und her geht, also eine Schallkurve verzeichnet, deren Abscissenaxe ein Kreis oder vielmehr, in Folge gleichzeitigen Vorrückens gegen das Centrum, eine Spirale ist. Die Kurven werden in einen Wachsüberzug eingegraben, und nachher geätzt. Bei der Reproduktion folgt eine Nadel der vertieften Kurve und setzt hierdurch eine Membran in hörbare Schwingungen. (Die Eingrabungen auf der Platte lassen sich leicht vervielfältigen, die des Edison-schen Cylinders bisher nicht.) Jedoch ist der Phonograph ungleich vollkommener.

2. Die einzelnen Vokale liefern sowohl mit der manometrischen Flamme im rotirenden Spiegel (R. König), als auch bei der phonautographischen Aufzeichnung (Donders u. A., vgl. p. 339) charakteristisch verschiedene Schwingungsbilder. Als Schwingungsbilder können auch die sanduhr- oder perlschnurförmigen Eingrabungen des Edison-schen Phonographen (Hermann, Boeke), und die aus diesen abgeleiteten Tiefenkurven (Jenkin & Ewing, Lahr, Boeke) benutzt werden. Die Analysen der gewonnenen Kurven (Schneebeli, Jenkin & Ewing u. A.) lieferten früher wegen der Mangelhaftigkeit der Apparate keine einwandfreien und übereinstimmenden Resultate. Die neuesten mit dem Hensen'schen Sprachzeichner (Pipping) und namentlich durch Phonophotographie (Hermann) gewonnen Kurven ergaben bei der Analyse, dass für jeden Vokal Partialtöne von bestimmter absoluter Höhe (Formanten) charakteristisch sind. Manche Vokale haben mehrere solche Töne (Helmholtz).

Die Ableitung der Tiefenkurven aus dem Phonogramm kann mittels eines dasselbe ablaufenden Schreibhebels geschehen (Jenkin & Ewing), besser durch die Ausmessung der Breite der Eingrabungen, welche zur Tiefe in einer einfachen Beziehung steht, so lange letztere nicht mehr als den Halbmesser des Hohlmessers beträgt (Boeke). Am vollkommensten geschieht sie mittels eines durch einen Läufer ähnlich L (Fig. 66) in Bewegung gesetzten Spiegelchens photographisch (Hermann, vgl. p. 339).

Fig. 66 stellt eine Anzahl so gewonnener Vokalkurven von Hermann dar, auf die beigeschriebenen Noten gesungen.

Die Analyse der Sprachzeichner- und der direkten oder indirekten phonophotographischen Kurven ergiebt, dass der hervorragendste Partialton bei jedem Vokal um

so weiter in der Ordnungszahl herabrückt, je höher die Note (Hermann, Pipping), wie folgendes Beispiel von Hermann für den Vokal *A* zeigt (die Zahlen bedeuten die Amplituden der Partialschwingungen in Bruchtheilen der Gesammtamplitude, welche



Fig. 66.

für alle Noten gleich angenommen ist; die höchsten Amplituden sind stark gedruckt, unter den Zahlen stehen die Noten der entsprechenden Partialtöne):

Note	Ordnungszahl 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
G	.	.	.	.	.	0,12 d^2	0,37 $<f^2$	**0,42** g^2	0,11 a^2	0,12 h^2
A	.	.	.	.	0,13 cis^2	0,30 c^2	**0,33** $<g^2$	0,10 a^2	0,09 h^2	0,08 cis^3
H	0,05 H	.	0,09 fis^1	0,22 h^1	0,37 dis^2	**0,45** fis^2	0,10 $<a^2$	0,15 h^2	.	.
c	0,11 c	.	.	0,19 c^2	**0,54** e^2	0,38 g^2	0,16 $<ais^2$	0,09 c^3	0,10 d^3	.
d	.	.	.	0,29 d^2	**0,52** fis^2	0,08 a^2	0,18 $<c^3$	.	0,16 e^3	.
e	.	.	0,13 h^1	**0,55** e^2	0,28 gis^2	0,24 h^2	0,07 $<d^3$	.	.	.
fis	.	.	0,30 cis^2	**0,61** fis^2	0,07 ais^2	0,11 cis^3	0,11 $<e^3$	.	.	.
g	0,11 g	.	0,39 d^2	**0,55** g^2	0,21 h^2	0,11 d^3	0,08 $<f^3$	.	.	.
a	.	.	**0,71** e^2	0,18 a^2	0,18 cis^3	0,09 e^3	.	.	.	.
h	.	.	**0,74** fis^2	0,17 h^2	0,13 dis^3	.	.	.	.	.
c¹	.	0,41 c^2	**0,54** g^2	0,40 c^3	0,11 e^3	.	.	.	.	.
d¹	.	**0,71** d^2	0,31 a^2	0,26 d^3	.	.	.	.	.	.

Die Formanten (nach PIPPING Verstärkungsgebiete) liegen nach Aussage der Kurven für lange Vokale:

	nach HERMANN	nach PIPPING
für U	erster Theil d. 1. u. d. 2. Oktave	bei d^1 bis f^1
„ O	„ „ „ 2. Okt.	„ g^1
„ Ao	„ „ „ 2. „ , etwas höher	„ e^1 und dis^3
„ A	Mitte „ 2. „	„ gis^2 „ dis^3
„ Ae	Anfang „ 2. u. Mitte d. 3. Okt.	„ g^2 „ fis^3
„ E	„ „ 2. u. Ende d. 3. Okt.	„ fis^3 „ cis^4
„ Oe	Mitte „ 3. Okt. etw. tief. als Ae	„ f^1 „ g^3
„ Ue	gegen Ende „ 3. Okt.	„ d^1 „ c^4
„ I	erster Theil „ 4. Okt.	„ d^1 „ cis^4

Die Formanten der kurzen Vokale (wie in Ann) liegen im Allgemeinen etwas tiefer als die der langen (HERMANN).

Ferner ergiebt sich aus den Kurven (HERMANN), dass die Formanten in der Regel nicht harmonisch zum Grundton sind (so dass in der Analyse, welche nur in harmonische Theiltöne zerlegt, mehrere benachbarte verstärkt erscheinen), dass ferner das Hervortreten des Formanten bei A stärker ist als bei O, und am schwächsten bei U, was ebenfalls zur Charakteristik des Vokales gehört.

Zerlegt man einen parallelstrahligen Lichtstrahl in zwei Strahlenbündel von verschiedener Weglänge, und vereinigt sie wieder, so entstehen durch den Gangunterschied Interferenzstreifen; lässt man das eine Bündel durch Luft gehen, welche durch einen Vokal in Schwingungen versetzt wird, so entstehen durch die Dichtenschwankungen Krümmungen der Interferenzstreifen, welche den Vokalkurven entsprechen und welche sich photographiren lassen (RAPS). Die so gewonnenen Kurven haben ähnliche Form wie die phonophotographischen.

Eine andere Methode zur Analyse der Vokalklänge ist die physikalische Zerlegung (HELMHOLTZ, AUERBACH) mittelst der Resonatoren (p. 340), oder das blosse Heraushören der Partialtöne mit dem unbewaffneten Ohre (GRASSMANN). Dies Verfahren ergab jedoch bedeutend einander widersprechende Resultate. Neuerdings hat man begonnen, die Formanten auf dem Wege der Interferenz auszulöschen und die dadurch eintretenden Klangänderungen zu studiren (GRÜTZNER).

Die Vokalformanten entstehen im Munde, und mischen sich dem im Kehlkopfe entstehenden Stimmklange bei (DONDERS, HELMHOLTZ). Die Mundtöne selbst lassen sich auch direkt ermitteln: 1. durch Flüstern (p. 350), 2. durch Perkutiren der auf den Vokal eingestellten Mundhöhle mittels des Fingers an der Wange oder am Kehlkopf (AUERBACH), 3. durch die resonatorische Verstärkung schwingender Stimm-

gabeln, welche vor den Mund gehalten werden (Helmholtz). Man findet so Töne, welche zum Theil mit den oben angeführten analytischen übereinstimmen, für manche Vokale zwei Töne, welche dem bauchigen und dem kanalförmigen Theil der Mundhöhle (p. 350) zugeschrieben werden, nämlich:

für den Vokal	U	O	A	Ä	E	I	Ö	Ü
nach Helmholtz (Stimmgabelmethode)	f	b^1	b^2	d^2, g^3	f^1, b^3	f, d^4	f^4, cis^3	f, g^3
„ König (desgl.)	b	b^1	b^2		b^3	b^4		
„ Auerbach (Perkussionsmethode)	f^1	a^1	f^2—b^1	c^2—d^2	g^1—a^1	f^1	gis^1—a^1	e^1—f^1.

Künstlich lassen sich die Vokale sowohl durch direkte Reproduktion als auch synthetisch herstellen.

1. Reproduktion durch Resonanz. Singt man gegen die Saiten eines Klaviers bei aufgehobenem Dämpfer, so hört man den Vokal deutlich nachklingen, sobald die gesungene Note mit einer Klaviernote übereinstimmt (Helmholtz). Die Saiten, welche den Partialtönen entsprechen, schwingen in deren Intensitätsverhältniss mit.

2. Reproduktion durch das Telephon von Graham Bell. Die durch den Vokal in Schwingung versetzte Eisenplatte des ersten Telephons induzirt in dessen Spirale Ströme, welche den zeitlichen Verlauf der Vokalschwingung haben, und, indem sie die Eisenplatte des zweiten Telephons elektromagnetisch in dieselbe Bewegung versetzen, den Vokal reproduziren. Dies gelingt auch noch bei eingeschalteten Induktionen (Goltz u. A.), bis zu Strömen fünfter Ordnung (Hermann). An die Stelle des ersten Telephons kann auch ein Mikrophon mit galvanischem Element treten; die Wirkung beruht dann nicht auf Induktion, sondern auf Oscillation des Widerstandes.

Der Schall im ersten Telephon ergiebt bei einer einwirkenden Schwingung $y = a . \sin 2\pi nt$ durch Induktion einen Strom von dem Verlauf $dy/dt = 2\pi na . \cos 2\pi nt$; eine weitere eingeschaltete Induktion würde hieraus machen $-4\pi^2 n^2 . a \sin 2\pi nt$, u. s. w. Jeder Ton wird also um so stärker übertragen, je höher seine Schwingungszahl, die Partialtöne eines Klanges also mit ganz verändertem Amplitudenverhältniss, um so mehr, je grösser die Zahl der Induktionen. Dass trotzdem die Vokale bis zur fünften Ordnung der Induktionsströme noch erkennbar sind, liesse sich dadurch erklären, dass wenn das Eigenpotential der Spiralen sehr gross ist im Vergleich zu den Widerständen, der Einfluss der Schwingungszahl auf die induzirte Amplitude wegfallen kann (F. Weber, Helmholtz). Aber auch wenn umgekehrt der Widerstand sehr gross ist im Verhältniss zum Eigenpotential, so dass bei musikalischen Klängen fast nur noch die höchsten Partialtöne übertragen werden, bleibt der Vokalcharakter erhalten, und ebenso wenn man solche Verhältnisse herstellt, dass umgekehrt die tiefsten Partialtöne am stärksten übertragen werden, nämlich mit Mikrophon und grossem Potential (Hermann). Folglich muss das Wesen

des Vokalklanges in etwas Anderem liegen als in einem blossen Intensitätsverhältniss der Partialtöne.

Die durch den Vokal I am Telephon hervorgebrachten Ströme erregen Froschnerven nicht, während die übrigen Vokale dies thun (du Bois-Reymond u. A.).

3. Synthese aus einfachen Partialtönen (Helmholtz). Es wurden 8 Stimmgabeln, welche auf die Noten B, b, f^1, b^1, d^2, f^2, gis^2, b^2 (harmonische Obertöne von B) abgestimmt waren, in Schwingung erhalten durch Elektromagneten, welchen die Ströme einer nach dem Prinzip des Wagner'schen Hammers spielenden B-Gabel zugeleitet wurden; die Gabeln waren unhörbar aufgestellt, vor jeder aber befand sich eine auf ihren Grundton abgestimmte verschlossene Resonanzröhre, deren Oeffnung den Grundton rein erklingen liess.

So ergab sich z. B. (fte = forte, p = piano):

	B	b	f^1	b^1	d^2	f^2	gis^2	b^2
U dumpf	fte							
U heller	fte	p	p					
O	p	p	p	fte	p			
A	p	p	p	p	fte	fte	fte	fte.

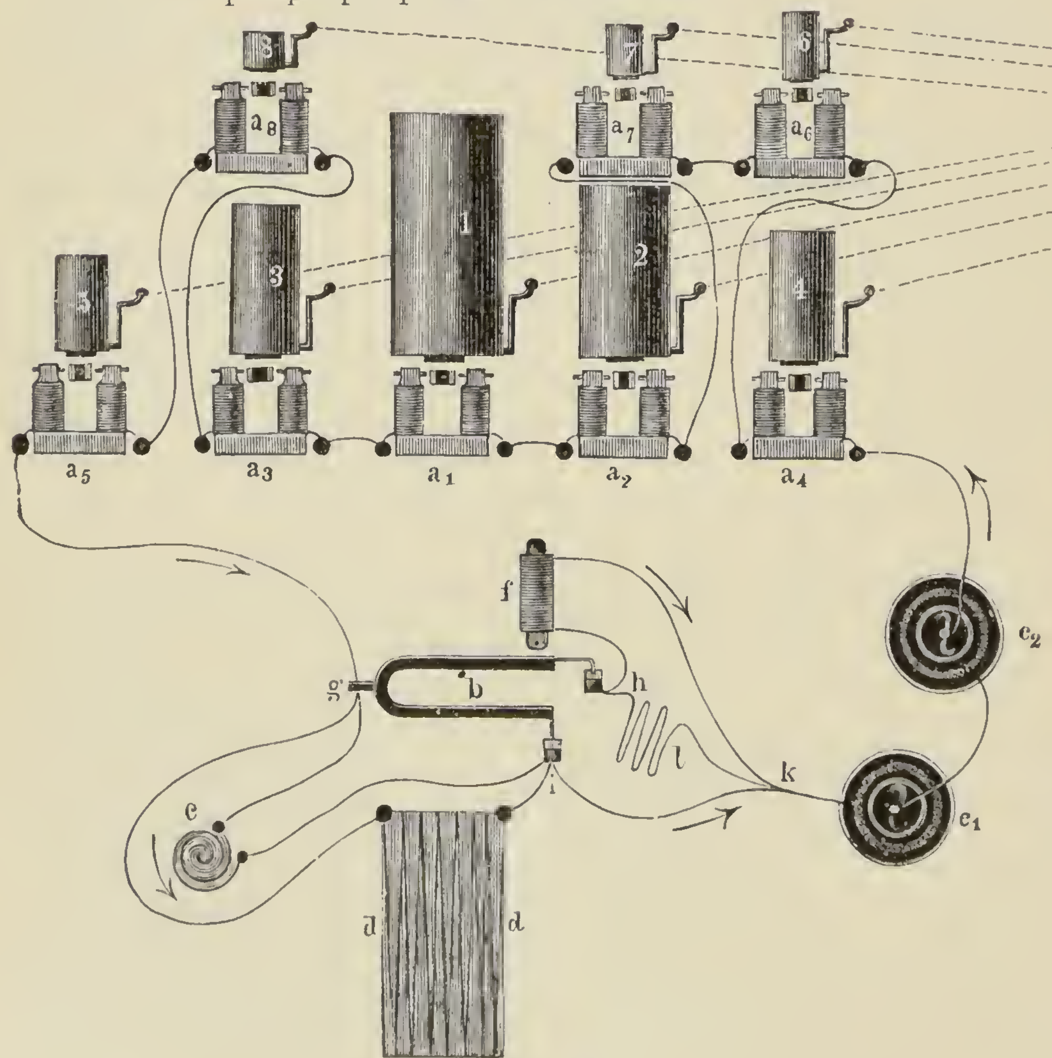


Fig. 67.

Fig. 67 stellt den Apparat schematisch dar. b ist die erregende Stimmgabel; die übrigen sind nur in der Verkürzung zwischen den Polen der Elektromagnete a_1

bis a_8 sichtbar. 1—8 sind die zugehörigen Resonanzröhren; die Bügel, welche durch die punktirten Fäden mit einer Klaviatur verbunden sind, ziehen den Deckel vor der Mündung der Röhren weg. Der Strom der Elemente e_1, e_2 geht durch sämmtliche Elektromagnete a_1—a_8, ferner durch den Elektromagneten f und durch die Gabel b; er wird im Quecksilbernäpfchen h geöffnet, indem f die obere Zinke von b anzieht, und durch die Elastizität der Gabel jedesmal wieder geschlossen. Die Hilfsvorrichtungen c, d, i, l, auf deren Bedeutung hier nicht eingegangen werden kann, kann der Leser sich wegdenken.

Neuerdings benutzt man auch Zungenpfeifen zur Vokalsynthese. Wichtig ist, dass jeder reine Ton, besonders die tieferen, den Charakter des Vokals U hat. Auch kann man durch Aufsetzen von Resonatoren, welche den Mundtönen entsprechen, auf eine Zungenpfeife, der letzteren annähernd Vokalklänge ertheilen (Willis, Helmholtz).

4. Künstliche Reproduktion aus der graphischen Aufzeichnung. Hierher gehört in erster Linie die phonographische und grammophonische Reproduktion (s. oben p. 351 f.). — Ausserdem aber kann man auch die in Blech ausgeschnittenen Vokalkurven (p. 353) mittels der Wellensirene (Kap. XII.) zum Tönen bringen (Hermann). Auch hier ändert sich der Vokalcharakter, wenn die Geschwindigkeit so modifizirt wird, dass eine andere Note entsteht als die für die Gewinnung der Kurve benutzte (vgl. p. 351).

5. Künstliche Produktion auf Grund der Theorie. Hinsichtlich der eigentlichen Natur des Vokalklangs war die bisher herrschende Ansicht, dass der Mundton den mit ihm übereinstimmenden Partialton des Stimmklanges, oder wenn kein solcher vorhanden ist, die nächstübereinstimmenden Partialtöne desselben verstärkt (Helmholtz). Indessen legen die vollkommneren Kurven, welche im Allgemeinen an Schwebungskurven erinnern, die Vermuthung nahe, dass der Formant in seiner Amplitude periodisch oscillirt, und zwar in der Periode der Stimmnote (Hermann). Die Entstehung dieser Bewegungsform könnte man sich so denken, dass der Mundresonator stark gedämpft ist und von dem aus der Kehle kommenden intermittirenden Luftstrom intermittirend angeblasen wird.

Der Mundton ist im Allgemeinen kein Partialton des Stimmklanges, und tritt in jeder Periode desselben gleichmässig von Neuem auf, ohne dass seine Periodik in sich fortlaufend wäre. Eine Verstärkung von Partialtönen des Stimmklanges durch den Mund ist unmöglich, da z. B. der Formant des I bei einer Bassnote etwa den 20. bis 30. Partialton verstärken müsste, welche gar nicht vorhanden sind.

Einen Ton, welcher in der Periode eines anderen seine Amplitude wechselt, kann man auf verschiedene Arten künstlich hervorbringen, am besten durch Schwebungen. Man erhält z. B. den Vokal A auf

die Note c^1, wenn man mittels einer Doppelsirene die Töne c^2 und h^2 gleichzeitig kräftig angiebt, so dass eine etwas unter gis^2 liegende Schwingung in der Periode des Differenztones c^1 oscillirt (Hermann).

Die Diphthongen (Ai, Au, Aü, gewöhnlich unphysiologisch äu oder eu geschrieben) sind nichts Anderes als zwei auf einander folgende Vokale.

2. Die Konsonanten.

Man kann drei Gruppen von Konsonanten unterscheiden: 1) die Liquidae oder Halbvokale; sie entstehen ähnlich den Vokalen durch Anblasen der Mund- oder Nasenhöhle bei bestimmten Stellungen der beweglichen Theile, wodurch leise Klänge, resp. Modifikationen des Stimmklanges entstehen; an sie reihen sich an: 2) die Zitter- oder R-Laute, bei welchen dieses Anblasen langsam intermittirend erfolgt, so dass ein schnurrendes Geräusch entsteht; 3) die Reibungslaute (Aspiratae), Geräusche, welche durch Anblasen einer verengten Stelle des Kanals, mit oder ohne Stimme entstehen; 4) die Explosivlaute, knallartige Geräusche, entstehend durch plötzliche Sprengung einer geschlossenen Kanalstelle, ebenfalls mit oder ohne Stimme.

Die hauptsächlichsten zur Einstellung für diese Laute benutzten Kanalstellen sind: a) der Lippenverschluss, zwischen den Lippen, oder der Unterlippe und den oberen Schneidezähnen (Lippenbuchstaben); b) der vordere Zungenverschluss, zwischen Zungenspitze und vorderem Theil des harten Gaumens (Zungenbuchstaben); c) der hintere Zungenverschluss, zwischen Zungenwurzel und hinterem Theil des harten Gaumens oder weichem Gaumen (Gaumenbuchstaben).

1) Die Liquidae.

M, N und N nasale (wie in ng) entstehen durch die Stimme bei offnem Zugang zur Nasenhöhle und Verschluss der Mundhöhle am Lippenthor (M), vorderen (N) oder hinteren Zungenthor (N nasale). L entsteht ohne oder mit Stimme, während die Zunge mit ihrer Spitze dem Gaumen vorn anliegt, aber seitlich zwischen sich und den Backzähnen zwei Spalten lässt (vgl. Fig. 68).

2) Die Zitterlaute.

Durch intermittirendes Spielen der drei genannten Verschlüsse entstehen drei Arten von R, von denen das Lippen-R sprachlich nicht verwendet wird, wohl aber das Zungen- und Rachen-R je nach Sprache, Dialekt und Gewohnheit.

3) Die Aspiratae.

Dieselben klingen mit Stimme weicher als ohne Stimme, und bilden so zwei Konsonanten-Reihen:

	ohne Stimme	mit Stimme
am Lippenverschluss, meist in der zweiten oben genannten Form	F (V)	W
die Zungenspitze zwischen die Zahnreihen geschoben	engl. Th (hart) wie in thing	engl. Th (weich) wie in the
die Zungenspitze an den oberen Alveolarfortsatz gelegt, beide Zahnreihen einander genähert, vorn in der Mitte eine enge Lücke durch Aushöhlung der Zungenspitze (vgl. Fig. 70)	S scharf	S weich
die Zungenspitze etwas weiter nach hinten, sonst wie voriges; die Lücke etwas grösser (vgl. Fig. 71)	Sch	J französisch
der Zungentheil hinter der Spitze an den Gaumen gelegt, Zähne weniger genähert	vorderes Ch (wie in ich)	J deutsch
die Zungenwurzel dem weichen Gaumen genähert	hinteres Ch (wie in ach)	—
Reibungslaut der Stimmritze	H	—

4) Die Explosivae.

Auch diese Laute nehmen mit Stimme einen anderen, weicheren Charakter an, so dass sie zwei Reihen bilden; auch am Ende der Sylben entstehen sie nicht durch den Verschluss, sondern durch das Wiederöffnen.

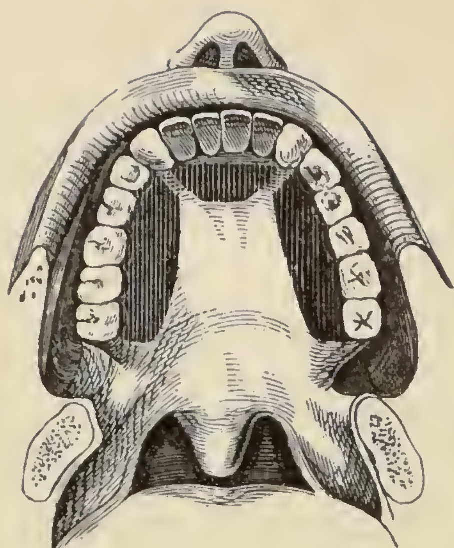
	ohne Stimme (Tenues)	mit Stimme (Mediae)
am Lippenverschluss	P	B
am vorderen Zungenverschluss . . .	T	D
am hinteren Zungenverschluss . . .	K	G

Die Fig. 68—71 (nach Grützner) geben schraffirt die Stellen an, an welchen die Zunge dem Oberkiefer bei den angegebenen Konsonanten anliegt (über das Verfahren s. p. 349). In Fig. 68 sieht man die zwei seitlichen Lücken für *L*, in Fig. 70 und 71 die medianen Lücken für *S* und *Sch*. In Fig. 69 ist die punktirte Linie die vordere Grenze des Anliegens für *T*, die schraffirte Fläche die Anliegestelle des Zungen-R.

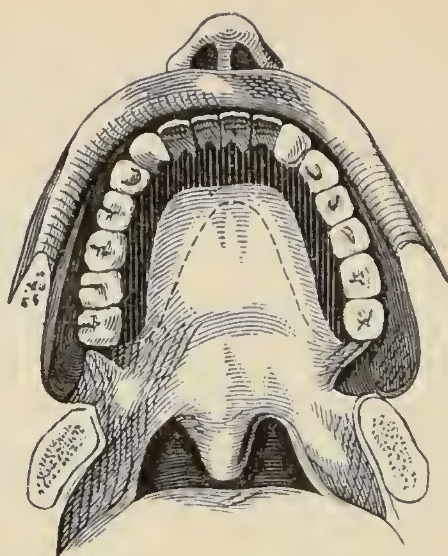
Das Gaumensegel wird bei den Konsonanten, mit Ausnahme der Liquidae, gehoben, am stärksten bei den Explosivae, namentlich bei K.

Zusammengesetzte Konsonanten werden namentlich durch raschen Uebergang von Explosivlauten zu Aspiraten gebildet, wie Pf, Ps, Ts (Z), Ks (X).

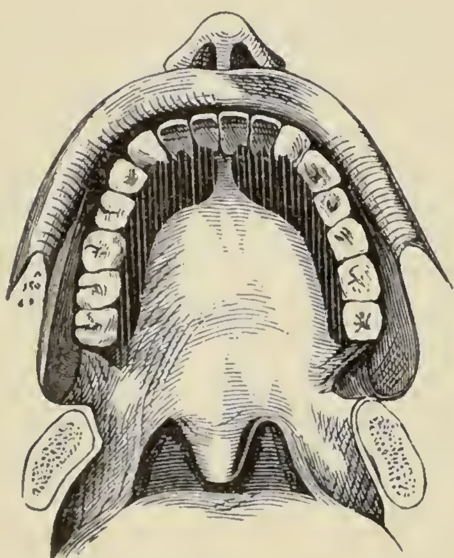
Die akustische Natur der Konsonanten-Geräusche bedarf noch weiterer Ergründung; bisher ist nur weniges bekannt. In den Zischlauten S, Sch u. dgl. sind sehr hohe Töne als Bestandtheile nachweisbar. Der



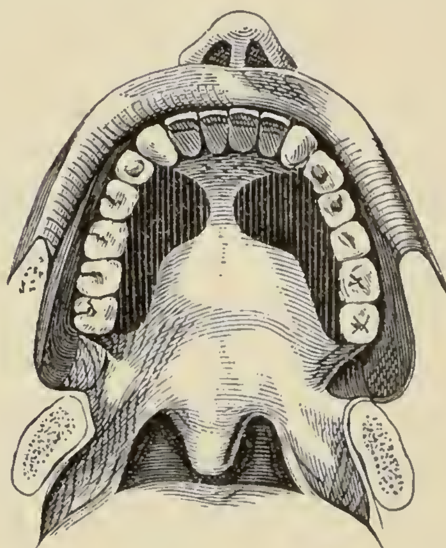
L
Fig. 68.



R (T)
Fig. 69.



S
Fig. 70.



Sch
Fig. 71.

Laut R ist phonautographisch darstellbar, und zeigt die Kurve der angrenzenden Vokale, jedoch mit schwebungsartigem An- und Abschwellen in mässigem Tempo (Hensen & Wendeler). Bei Ch (in Ach) entstehen grosse unregelmässige Oscillationen, schwächer bei F, S, Sch (Hermann). Bei den mit Stimme verbundenen Konsonanten (L, M, N, weiches S, B, D etc.), welche eigentlich Vokale sind, ist ein Formant in der phonophotographischen Kurve nachweisbar; für L liegt er bei f^3—g^3 (Hermann & Matthias).

In der Hörbarkeit (gemessen durch die Entfernung, in welcher sie noch verstanden werden) stehen von den Sprachlauten die Zischlaute Sch, S obenan, dann

folgen G, F, K, T, B, am niedrigsten stehen U und R linguale (O. Wolf). Das Flüstern ist für jugendliche Ohren über 16 m weit hörbar (v. Bezold).

Das Bauchreden ist ein gewöhnliches exspiratorisches Sprechen, jedoch bei stark gehobenem Gaumensegel mit verstrichener Uvula, und mit Fistelstimme (Sommerbrodt). Die Ortstäuschung wird hauptsächlich durch die Geberden des Redners hervorgerufen.

Sprechmaschinen nennt man Vorrichtungen, welche die Sprache durch nachgeahmte Mundtheile, welche an einen künstlichen Kehlkopf angefügt sind und mittels einer Klaviatur oder dgl. eingestellt werden, nachzuahmen suchen (van Kempelen, Faber). Ueber Reproduktion der Sprache durch Phonograph, Telephon etc. s. oben.

Die Nerven, welche für die Sprache in Betracht kommen, sind ausser denen des Kehlkopfs hauptsächlich Hypoglossus und Facialis. Ueber die centrale Innervation s. unter Centralorgane.

Dritter Abschnitt.

Die Auslösungsapparate: Nervensystem und Sinnesorgane.

Das Nervensystem umfasst diejenigen Apparate, durch welche eine funktionelle Verbindung zwischen Organen des Thieres hergestellt wird, der Art, dass gewisse Vorgänge in einem Organ nothwendig gewisse Vorgänge in einem anderen nach sich ziehen, und zwar unabhängig von direkter gegenseitiger Berührung und von der Strömung flüssiger Säfte. In der Pflanze finden sich nirgends Organverkettungen, welche über die letztgenannten Beziehungen hinausgehen; das Nervensystem ist den Thieren eigenthümlich. Wie in der Einleitung schon besprochen, bietet das Nervensystem den Vorgängen der Aussenwelt Angriffspunkte, die Sinnesorgane, dar, durch welche diese Vorgänge Reaktionen auslösen. Die Sinnesorgane werden im vorliegenden Abschnitt zweckmässig mit abgehandelt, obgleich sie nicht rein nervöser Natur sind.

Zehntes Kapitel.

Allgemeine Nervenphysiologie.

Geschichtliches. Obwohl die Anatomie und Verzweigung der Nerven, sowie ihr Ursprung aus Gehirn und Rückenmark schon den Alten bekannt war, dauerte es doch sehr lange, ehe klare Vorstellungen über ihre Bedeutung sich Bahn brachen. Den Alexandrinern Herophilus und Erasistratus (um 300 v. Chr.) wird die Unterscheidung von Bewegungs- und Empfindungsnerven zugeschrieben, welche Galen experimentell sicherte, indem er die Folgen von Nervendurchschneidungen studirte. Während Erasistratus nur die Bewegungsnerven vom Gehirn, die Empfindungsnerven aber von den Meningen entspringen lässt, weiss Galen, dass sie sämmtlich

aus dem Cerebrospinalorgan hervorgehen, und zwar lässt er die härteren Bewegungsnerven aus dem Rückenmark, die weicheren Empfindungsnerven aus dem Gehirn, diejenigen von mittleren Eigenschaften aus der Gegend des Kopfmarks entspringen, eine Lehre, welche sich durch das ganze Mittelalter erhielt. Die Natur der Nervenwirkung stellten sich die Einen nach Art der Klingelzüge, Andere nach Art von Saiten, welche Schwingungen fortpflanzen, vor; auch eine Art Molekulartheorie kommt vor, indem N. Robinson (um 1630) in den Nerven eine grosse Anzahl kleinster Theilchen annimmt, welche sich ihre Schwingung mittheilen. Die Meisten aber sahen das Nervenprinzip als eine mehr oder weniger feine Flüssigkeit oder ein Gas an, welche Fluida im Nerven zirkuliren und durch Unterbindung zurückgehalten werden sollten. Newton stellte sich das Nervenfluidum als einen unwägbaren Aether vor. Die ersten Aeusserungen über elektrische Natur des Nervenprinzips rühren von Hausen (1743) und de Sauvages (1744) her. Haller, welcher die angeführten mechanischen Thorien sorgfältig widerlegt und auch die elektrischen Theorien wegen der mangelnden Isolation der Nerven und wegen der unterbrechenden Wirkung der Unterbindung unwahrscheinlich findet, schliesst sich der Annahme einer zirkulirenden Flüssigkeit an.

Die Erkennung der elektrischen Natur des Schlages der Zitterfische durch Walsh (1773), ferner die Entdeckung der thierischen Elektrizität durch Galvani und seine Nachfolger (vgl. p. 293 f.), und die Entdeckung der Gesetzmässigkeiten der elektrischen Reizung hielten jedoch die Ueberzeugung von der elektrischen Natur der Nervenvorgänge aufrecht. Trotzdem gelang es erst 1843 du Bois-Reymond, eigene galvanische Wirkungen des Nerven nachzuweisen, und durch die Entdeckung der negativen Schwankung des Nervenstroms und des Elektrotonus die Aufstellung einer elektrischen Theorie anzubahnen.

Die allgemeine Physiologie der Nerven wurde im letzten Jahrhundert durch zahlreiche Entdeckungen gefördert. 1776 entdeckte Cruikshank die Wiedervereinigung durchschnittener Nerven am Menschen, welche Fontana und Michaelis an Thieren bestätigten. Die Degeneration der vom Centrum abgetrennten Nerven entdeckten Joh. Müller und Steinrück 1838, die Beziehung derselben zu den Spinalganglien Waller 1850. Die Gesetzmässigkeiten der Nervenerregung, besonders der elektrischen, stellten im Anfang dieses Jahrhunderts namentlich A. v. Humboldt, Ritter und Pfaff fest; du Bois-Reymond (1848) und Pflüger (1859) ordneten sie allgemeinen Gesetzen unter. Die Gesetze der Nervenleitung und das Gesetz der spezifischen Energie wurden zuerst von Joh. Müller (1838) in voller Schärfe formulirt. Im Jahre 1850 führte Helmholtz die erste Messung der nervösen Leitungsgeschwindigkeit aus, welche J. Müller noch 1844 für unmessbar gross erklärt hatte.

Ueber die Entwickelung der speziellen Nervenphysiologie vgl. Kap. XI.

I. Die Nervenleitung.

Durchschneidung eines Nerven im lebenden Thiere hat stets bestimmte Funktionsstörungen zur Folge; ist es ein Muskelnerv, so bleibt willkürliche Anstrengung den Muskel zu kontrahiren erfolglos, und überhaupt der Muskel in Ruhe, wenn er nicht direkt, oder sein Nerv unterhalb der Schnittstelle gereizt wird; ist es ein Sinnesnerv, so bleiben alle Eindrücke auf das Sinnesorgan fortan ohne Wirkung auf das Bewusstsein.

Man schliesst hieraus, dass der Nerv gewisse Vorgänge durch seine Kontinuität fortpflanzt und nennt diese Fortpflanzung Leitung.

1. Die Grundgesetze der Nervenleitung.

Da ausser der Durchschneidung auch Unterbindung oder sonstige Zerquetschung, ferner Aetzung, Verbrennung einer Nervenstelle die Leitung unterbricht, so ist unversehrte Kontinuität des Nerven die erste Leitungsbedingung. Bis an die verletzte Stelle findet die Leitung statt, denn verzweigte Nervenfasern, denen ein Zweig abgeschnitten wird, leiten noch in den anderen Zweig hinein.

In gemischten Nervenstämmen können die Bewegungsfasern erregt sein, ohne dass zugleich Empfindungen eintreten, und umgekehrt; ferner können im Bereich eines Empfindungsnerven, z. B. des Sehnerven, die feinsten räumlichen Unterscheidungen stattfinden, d. h. einzelne Fasern thätig sein, während die übrigen ruhen. Hieraus geht hervor, dass die Leitung nie von einer Nervenfaser auf eine andere übergeht, oder dass die neben einander im Nervenstamm verlaufenden Fasern physiologisch von einander isolirt sind. Die Nervenstämme sind also nur gemeinsame anatomische Bahnen von Fasern, und bilden keine physiologischen Einheiten; die Verästelung der Nerven besteht nur in einem Auseinanderweichen der Fasern, ohne Verzweigung der Fasern selbst. Letztere kommt nur in den Endorganen (Muskeln etc.) vor, wo keine physiologische Trennung der Fasereffekte mehr nöthig ist.

Der Leitungsvorgang in den Nervenfasern wird normal immer von einem ihrer natürlichen Enden aus eingeleitet: bei den Bewegungs- und Absonderungsfasern vom centralen, bei den Empfindungsfasern vom peripherischen Ende; während der Erfolg der Leitung am anderen Endorgan stattfindet. Man unterscheidet hiernach centrifugale und centripetale Nervenfasern. Die Hervorrufung des Leitungsvorganges bezeichnet man kurz als Erregung der Nervenfaser.

Aber auch an jeder Stelle ihres Verlaufes kann eine Nervenfaser durch künstliche Reize erregt werden, worauf derselbe Leitungsvorgang wie sonst, und an demselben Ende wie sonst der Erfolg eintritt. Dieser Erfolg ist in jeder Hinsicht der gleiche wie bei der natürlichen Erregung vom anderen Endorgan her, beim motorischen Nerven also Bewegung, beim sekretorischen Absonderung, beim Empfindungsnerven Empfindung. Letztere ist ferner ihrer Qualität und Lokalisation nach genau dieselbe, als wenn vom natürlichen Reiz im Endorgan ein Leitungsvorgang ausgelöst worden wäre, also beim Sehnerven eine Lichterscheinung im Aussenraum, beim Hörnerven

Schall, bei einem Hautnerven Empfindung in seinem Endpunkt in der Haut. So erklärt sich leicht, warum Amputirte bei Reizung der Nervenstümpfe noch Schmerzen in dem nicht mehr vorhandenen Gliede haben. Den sonach unabänderlichen Erfolg der Reizung einer Nervenfaser nennt man ihre spezifische Energie.

Die scheinbar naheliegende Annahme, dass die centrifugalen Nerven nur in centrifugaler Richtung, die centripetalen nur centripetal leiten können, ist in Wirklichkeit überflüssig, und viel verwickelter als die Annahme, dass jede Nervenfaser in beiden Richtungen leitet, aber nur an einem Ende mit einem Organ verbunden ist, in welchem ein Erfolg auftreten kann. Direkt aber wird das doppelsinnige Leitungsvermögen bewiesen: 1. durch die bei Reizung in der Mitte nach beiden Richtungen sich erstreckenden galvanischen Erregungswirkungen (du Bois-Reymond; vgl. unten sub IV. 1. b); 2. durch den bei Reizung eines Zweiges verästelter motorischer Fasern im ganzen Bereich der Verzweigung auftretenden Erfolg (Kühne, Babuchin); 3. durch Versuche an künstlich vereinigten sensiblen und motorischen Nerven, welche also an beiden Enden Erfolgsorgane haben (Bidder, Philipeaux & Vulpian).

Spaltet man einen Frosch-Sartorius an seinem breiten Ende in zwei Zipfel, so treten bei Reizung des einen fibrilläre Zuckungen im andern auf, welche nur von verzweigten Nervenfasern herrühren können, deren Zweige auf beide Zipfel vertheilt sind; die motorischen Zweige im gereizten Zipfel leiten also hierbei centripetal (Kühne). Auf gleiche Weise entstehen bei Reizung einer Abtheilung von Muskeln mit Inscriptio tendinea Zuckungen in der anderen Abtheilung, indem Nerverfasern schon im gemeinsamen Stamme sich verzweigen (Kühne, Mays). Beim Zitterwelse besitzt das elektrische Organ nur eine einzige, vielfach verzweigte Nervenfaser; reizt man einen Zweig derselben, so entladet sich das ganze Organ (Babuchin). — Vereinigt man das centrale Ende des sensiblen Lingualis mit dem peripherischen des Hypoglossus (über solche Verheilungen s. unten sub III.) so hat man einen künstlichen Nerven, der bei irgendwelcher Reizung an beiden Enden Erfolge zeigt (mehrfach bestritten).

2. Die Geschwindigkeit der Nervenleitung.

Die früheren übertriebenen Vorstellungen von der Geschwindigkeit der nervösen Prozesse wurden zuerst erschüttert durch die bei den Centralorganen zu erwähnenden Fehler, welche die Astronomen bei Bestimmung der Zeit eines Sterndurchganges bemerkten. Die erste Messung geschah 1850 durch Helmholtz an motorischen Froschnerven.

Bestimmt man die Latenzzeit einer indirekt erregten Muskelzuckung (durch das Myographion oder die Pouillet'sche Zeitmessung, p. 268 und 269), einmal bei Reizung einer nahen und einmal bei Reizung einer entfernten Nervenstelle, so ist sie im letzteren Falle grösser.

Die Zeitdifferenz ist der Differenz der Reizabstände proportional, und ergiebt eine Leitungsgeschwindigkeit von im Mittel 27,25 m p. sek. (Helmholtz). Derselbe Betrag ergiebt sich durch Versuche mit dem Aktionsstrom (Bernstein, vgl. unten sub IV. 1. b). Aehnlich ist die Leitungsgeschwindigkeit der Fischnerven (Schönlein).

An den motorischen Nerven des Menschen lassen sich nach ähnlicher Methode am Arme Messungen mittels eines Dicken-Myographions (p. 269) anstellen, sie ergaben etwa 34 m (Helmholtz & Baxt). Versuche mit dem Aktionsstrom ergaben 36,9—43,4 m (Hermann). Die Eingeweidenerven scheinen viel langsamer zu leiten; so wird angegeben: für die Schlundfasern des Vagus 8,2, für die Kehlkopffasern desselben 66,7 m (Chauveau). Die Nerven des Hummers haben eine Leitungsgeschwindigkeit von 6—12 m je nach der Jahreszeit (Fredericq & Vandevelde), Cephalopodennerven 0,4—1 m (v. Uexküll).

An den sensiblen Nerven des Menschen sind zahlreiche, sehr bedeutend von einander abweichende Messungen mittels der Reaktionszeit (Kap. XI.) angestellt worden (Helmholtz und viele Andere). Bei Reizung einer dem Gehirn näheren Nervenstelle tritt die Empfindung und die sie kundgebende Reaktion früher ein, als bei Reizung einer entfernteren; aus der Zeitdifferenz und der Differenz der Nervenlängen berechnen sich Geschwindigkeiten zwischen 26 und mehreren Hundert Meter. Die Methode ist wegen anderer, höchst schwankender Einflüsse auf die Reaktionszeit unbrauchbar. Man darf annehmen, dass die sensiblen Nerven mit derselben Geschwindigkeit leiten wie die motorischen.

Die Leitungsgeschwindigkeit zeigt sich von folgenden Umständen abhängig: 1. Durch Kälte wird sie ausserordentlich verlangsamt (Helmholtz); sie steigt bei Froschnerven bis 30° (Gotch). 2. Dass stärkere Erregungen schneller geleitet werden (Helmholtz & Baxt, Hirsch u. A.) wird bestritten (Lautenbach). 3. Elektrotonus (s. unten) verzögert die Leitung (v. Bezold, nach Rutherford nur an der positiven Elektrode, während die negative beschleunigt).

II. Die Erregung des Nerven.

1. Elektrische Einwirkungen.

a. Die Wirkungen des Stromes auf die Erregbarkeit. Elektrotonus.

Ein konstanter Strom, welcher eine Strecke des Nerven der Länge nach durchfliesst, erhält den ganzen Nerven in einem veränderten Zustand, welcher als Elektrotonus bezeichnet wird (du Bois-Reymond). Die Veränderung besteht in galvanischen Eigenschaften (s. unten sub IV.

1. c) und in Abnormitäten der Erregbarkeit (RITTER, NOBILI, VALENTIN). Die Grunderscheinungen sind folgende (ECKHARD, PFLÜGER):

Am einfachsten sind sie am motorischen Nerven festzustellen. Leitet man durch eine Strecke desselben einen konstanten Strom, und bringt man zwischen dieser und dem Muskel einen submaximalen elektrischen, mechanischen oder chemischen Reiz an (ein Tropfen gesättigter Kochsalzlösung), so ist die Zuckung oder der Tetanus während der Dauer des Stromes verstärkt bei absteigender, geschwächt oder aufgehoben bei aufsteigender Stromrichtung. Dieser Einfluss ist um so stärker, je näher die Reizstelle der durchflossenen Strecke liegt.

Für die Versuche innerhalb der durchflossenen („intrapolaren") Strecke darf nur chemische oder mechanische Reizung verwendet werden, weil bei elektrischer Reizung der Reizstrom und der konstante Strom sich in einander verzweigen würden. Auch hier zeigt sich verstärkter Erfolg in der Nähe der Kathode, geschwächter in der Nähe der Anode, und keine Veränderung an einem mittleren Punkte, dem Indifferenzpunkt.

Aus diesen Erscheinungen ergiebt sich folgendes Gesetz (PFLÜGER): Der Nerv zerfällt durch den konstanten („polarisirenden") Strom in eine Strecke erhöhter und eine Strecke verminderter Erregbarkeit, erstere zu beiden Seiten der Kathode, letztere zu beiden Seiten der Anode. Diese Veränderung nennt man Katelektrotonus und Anelektrotonus. An den Elektroden selbst ist die Veränderung am stärksten, nimmt nach beiden Seiten ab, und wird in einiger Entfernung unmerklich. In der durchflossenen Strecke selbst giebt es einen neutralen Grenzpunkt zwischen Kat- und Anelektrotonus.

Fig. 72 stellt das Schema eines elektrotonischen Versuches dar. *NN* ist der Nerv des Muskels *M*. *E* ist die polarisirende Kette, deren Strom im Nerven aufsteigend angenommen ist, so dass die Anode bei *A*, die Kathode bei *K* liegt. Trägt man die Veränderungen der Erregbarkeit als Ordinaten auf die Abscissenaxe *NN* auf (Erhöhungen nach oben, Verminderungen nach unten), so entsteht bei Schliessung des polarisirenden Stromes durch den Schlüssel *s* die Erregbarkeitskurve *abicd*; *i* ist der Indifferenzpunkt. Die Prüfung der Erregbarkeit geschieht in der Figur durch Schliessungs- oder Oeffnungs-Induktionsströme, welche durch

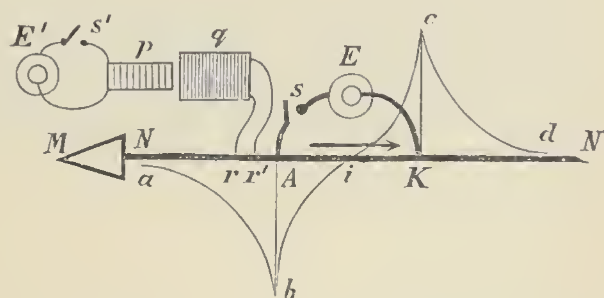


Fig. 72.

den leicht verständlichen Apparat $E' s' p q$ erzeugt und den Reizelektroden $r r'$ zugeleitet werden.

Genauere Untersuchung lehrt, dass der Indifferenzpunkt nicht immer in der Mitte der intrapolaren Strecke liegt; er ist bei schwachen Strömen nach der Anode hin, bei starken nach der Kathode hin verschoben. Bei suprapolarer Reizung findet ferner eine scheinbare Abweichung vom Grundgesetz insofern statt, als die Reizung über dem aufsteigenden Strom, sobald derselbe eine gewisse (mässige) Stärke überschreitet, verminderte oder gar keine Wirkung hat, obgleich die Reizstelle im Katelektrotonus liegt. Der Grund liegt darin, dass die von der Erregung auf dem Wege zum Muskel zu durchlaufende anelektrotonische Strecke bei starken Strömen nicht allein unerregbar, sondern auch leitungsunfähig wird (Pflüger).

Nach der Oeffnung hinterlässt für kurze Zeit umgekehrt der Katelektrotonus verminderte, der Anelektrotonus erhöhte Erregbarkeit und Leitungsfähigkeit.

Schon bei mässigen Stromstärken ist auch die Kathodenstelle leitungsunfähig (Grünhagen, Hermann), sogar früher als die Anodenstelle. Neuerdings wird angegeben, dass diese Leitungsunfähigkeit erst einige Zeit nach der Schliessung auftrete und auch mit herabgesetzter Erregbarkeit verbunden sei (Werigo).

Bringt man am Menschen dem Verlauf eines Nerven entsprechend polarisirende und Reizelektroden an, so sind die Erscheinungen scheinbar dem Gesetze nicht entsprechend (Erb). Der Grund hiervon liegt aber darin (Helmholtz), dass der in den Nerven unter der Anode eintretende Strom, wie Fig. 73 andeutet, den Nerven nicht bis zur Kathode verfolgt, sondern schon in der Nähe der Anode, und zwar zu beiden Seiten derselben, Austrittsstellen findet, an denen also Katelektrotonus herrscht; ebenso sind die unter der Kathode C austretenden Stromfäden nicht an der Anode, sondern zu beiden Seiten der Kathode in den Nerven eingetreten.

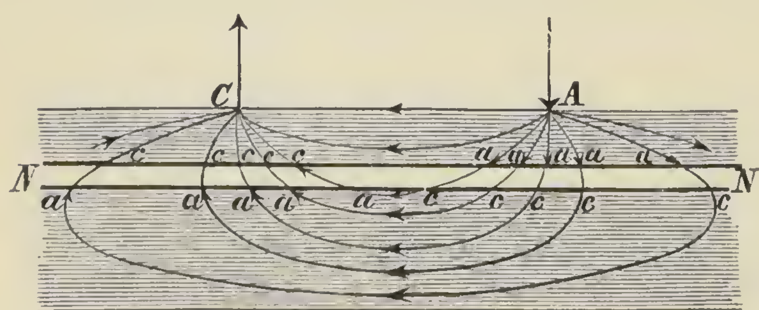


Fig. 73.

Es herrscht also an einem in leitende Masse eingebetteten Nerven in der Regel zu beiden Seiten der Anode Katelektrotonus und zu beiden Seiten der Kathode Anelektrotonus (in der Figur mit c und a bezeichnet). Diese paradoxen Elektrotoni werden sich extrapolar leichter ausbilden als intrapolar, so lange die Elektroden A und C einander nahe sind; sind sie so weit auseinander gerückt, dass der Nerv als Leiter zwischen ihnen nicht mehr in Betracht kommt, so hat jede Elektrode zu

ihren beiden Seiten gleich entwickelten Gegenelektrotonus. Am vollständigsten ist dies der Fall, wenn überhaupt nur eine Elektrode am Nerven, die andere an einer entfernten Körperstelle liegt. Unter Berücksichtigung dieses Umstandes stimmen die Erscheinungen mit dem Gesetze überein (de Watteville & Waller).

Einige weitere elektrotonische Wirkungen auf Erregbarkeit und Leitungsfähigkeit können erst im Folgenden zur Sprache kommen.

An sensiblen Nerven ist die Feststellung der elektrotonischen Erscheinungen bei Thieren nur mittels der Reflexzuckungen möglich, und giebt das erwartete Resultat (Hällstén); d. h. wird ein sensibler Nerv oberhalb einer durchströmten Strecke gereizt, so ist der Reflex verstärkt bei aufsteigender, und geschwächt oder aufgehoben bei absteigender Stromrichtung. Am Menschen müssten sich entsprechend (vgl. jedoch auch das oben Gesagte) auch die Empfindungen verhalten, indess existiren noch keine zweifellosen Nachweise.

Ueber die Ausbreitungsgeschwindigkeit des Elektrotonus s. unter IV. 1. c.

b. Die erregenden Wirkungen des Stromes.

1) Das allgemeine Erregungsgesetz.

Im Allgemeinen bewirkt ein durch einen motorischen Nerven geleiteter Strom nur bei der Schliessung und Oeffnung, nicht aber während seines Bestandes Zuckung (Ritter u. A.); ferner wirken Entladungsschläge der Reibungselektrizität und Induktionsströme stark erregend. Man kann aus diesen Thatsachen folgendes Gesetz ableiten (du Bois-Reymond): Erregend wirkt nicht die Intensität des den motorischen Nerven durchfliessenden Stromes, sondern nur die Veränderung der Intensität in der Zeit.

Genauer müsste es in diesem Satze statt Intensität heissen: Dichte. Während nämlich für alle äusseren Wirkungen des Stromes, z. B. die elektromagnetischen und induzirenden, nur die Intensität, d. h. die den ganzen Leiterquerschnitt durchströmende Elektrizitätsmenge, in Frage kommt, handelt es sich bei den Wirkungen auf den durchströmten Leiter selbst, z. B. den erwärmenden, elektrolytischen und physiologischen, um die durch jedes Theilchen fliessende Elektrizitätsmenge, also um den Quotienten aus Intensität durch Querschnittsgrösse, die sog. Stromdichte. Da aber plötzliche Querschnittsänderungen nicht vorkommen, so ist der obige Ausdruck unbedenklich.

Die gewöhnliche zur Reizung benutzte Intensitätsschwankung ist die zwischen Null und dem vollen Werthe des Stromes, d. h. Schliessung und Oeffnung; aber auch andere Schwankungen des Stromes

im Nerven, z. B. Herstellung und Wegräumung einer Nebenschliessung, wirken erregend, wenn ihre Kurve steil ist. Die Steilheit hängt aber ab: 1. bei gegebenem schliessenden, öffnenden oder sonst Schwankung bewirkenden Vorgang von der absoluten Grösse der Stromesschwankung, z. B. bei gewöhnlicher Schliessung von der Stromintensität; 2. bei gegebener Schwankungsgrösse von der Plötzlichkeit der Schwankung. Besonders langsame und daher nicht erregende Schwankungen lassen sich hervorbringen durch Verschieben eines Rheochordschiebers (s. unten), oder durch das sog. Hineinschleichen in eine Kette (Ritter), d. h. die Aufnahme eines Elementes nach dem andern in den Kreis der thierischen Theile. Induktions- und Entladungsströme haben nur momentane Dauer und bilden daher sehr steile Stromesschwankungen (s. auch unten p. 374 f.).

Mathematisch ausgedrückt würde sich hiernach die Erregung als eine Funktion des ersten Differentialquotienten der Stromstärke nach der Zeit di/dt darstellen.

Nach dem Ohm'schen Gesetze kann die Intensität eines Stromes im Nerven sowohl durch Variiren der elektromotorischen Kraft der Kette, als auch durch Veränderung der Widerstände im Kreise verändert werden. Die erstere Veränderung kann aber nur grob und sprungweise (durch Aenderung der Elementzahl) geschehen, die letztere ist, da neben dem enormen Widerstande des Nerven die übrigen meist verschwinden, nicht ausgiebig möglich. Man wendet daher das Prinzip der Nebenschliessung an, d. h. man lässt den vom Elemente ausgehenden Strom sich in zwei Zweige spalten, deren einer den Nerven enthält. Geschieht die Verzweigung in den Punkten a und b (Fig. 74), und nennt man Intensität und Widerstand im unverzweigten Theil aKb, welcher die Kette K mit der elektromotorischen Kraft E enthält, i resp. w, und in den beiden Zweigen ai_1b und ai_2b i_1, i_2 resp. w_1, w_2, so ergeben sich aus den Kirchhoff'schen Sätzen für verzweigte Leitungen die drei Gleichungen

$$i = i_1 + i_2, \qquad i_1 w_1 = i_2 w_2, \qquad iw + i_1 w_1 = E.$$

Aus diesen Gleichungen ergiebt sich

$$1)\ i_1 = \frac{Ew_2}{ww_1 + ww_2 + w_1w_2}, \qquad 2)\ i_2 = \frac{Ew_1}{ww_1 + ww_2 + w_1w_2},$$

$$3)\ i = \frac{E(w_1 + w_2)}{ww_1 + ww_2 + w_1w_2}.$$

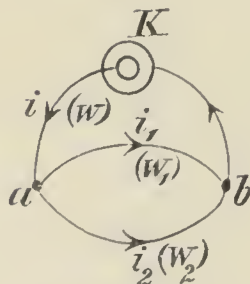


Fig. 74.

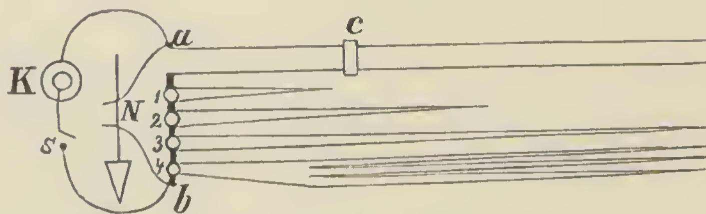


Fig. 75.

Es ergiebt sich hieraus, dass die Intensität in dem einen Zweige wächst, wenn der Widerstand im anderen vergrössert wird. Enthält also der eine Zweig den Nerven (*aNb* in Fig. 75), der andere eine Drahtleitung, deren Widerstand man durch Verlängerung und Verkürzung (mittels des Schiebers *c* oder mittels der Stöpsel *1*, *2*, *3*, *4* eines Stöpselrheostaten) verändern kann, so hat man ein einfaches und wirksames Mittel, die Stromstärke im Nerven zu verändern. Eine solche Vorrichtung heisst Rheochord. Eine andere Anordnung des Rheochords (eindrähtig) ist aus Fig. 77 (p. 377) ersichtlich. Uebrigens ist die Stromintensität im Nerven (i_2) nicht etwa proportional dem Widerstand der Rheochordleitung w_1, da in Gleichung (2) w_1 auch im Nenner vorkommt. Man kann aber Proportionalität herstellen, indem man die Widerstände w und w_2 so gross nimmt, dass w_1 dagegen verschwindet (bei w_2 ist dies wegen des Nerven ohne Weiteres der Fall). Unter dieser Voraussetzung verschwinden im Nenner die Glieder $w w_1$ und $w_1 w_2$, so dass $i_2 = E w_1 / w w_2$.

Die Rheochordmethode ist mehr geeignet, den Strom, durch dessen Schliessung und Oeffnung man reizen will, abzustufen, als durch Verschiebung des Schiebers *c* die erregende Schwankung selber herzustellen, denn dazu kann diese Verschiebung nicht schnell genug hergestellt werden. Folgendes Verfahren kann dazu dienen, erregende, und zwar gradlinige Stromesschwankungen herzustellen. Leitet man dem kreisförmigen homogenen Leiter *a c b d* (Fig. 76) an zwei diametral gegenüber liegenden Punkten *a* und *b* einen Strom zu und lässt man den diametralen Leiter *cd* um den Mittelpunkt *e* rotiren, so wechselt der in *cd* sich ergiessende Stromzweig regelmässig seine Richtung und wird jedesmal Null, so oft *cd* senkrecht zu *ab* steht. Es lässt sich leicht zeigen, dass die Intensität des Stromzweiges in *cd* der Differenz der Widerstände in den Abtheilungen *ac* und *cb* proportional ist, vorausgesetzt, dass der Widerstand von *cd* sehr gross ist gegen denjenigen des kreisförmigen Leiters. Rotirt also die Brücke *cd* mit gleichförmiger Geschwindigkeit, so schwankt in ihr der Strom gradlinig auf und nieder, entsprechend der Kurve *fghik* (die Zeiten *m*, *o*, *q*, *s* sind diejenigen, in welchen *cd* in *ab* fällt, *l*, *n*, *p*, *r* diejenigen, in welchen *cd* senkrecht zu *ab* steht). In diese rotirende Brücke ist demnach mittels zweier Schleifkontakte der Nerv einzuschalten („Ortho-Rheonom", v. Fleischl).

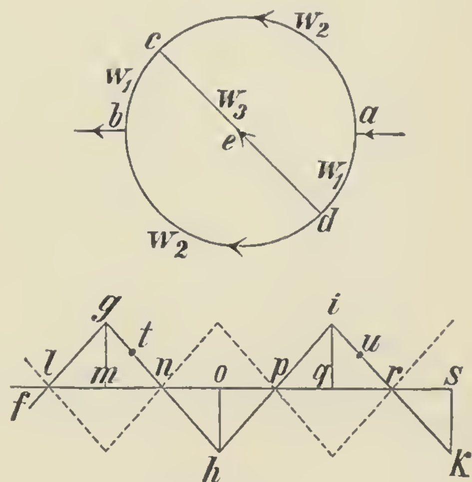


Fig. 76.

Die Grösse di/dt (vgl. oben) ist bei diesem Versuche im Nerven von konstantem Betrage, aber von abwechselndem Vorzeichen, ihre Veränderung ist also an den Wendepunkten der Kurve diskontinuirlich; hier wird der zweite Differentialquotient $d_2 i/dt^2$ unendlich gross, während er in den übrigen Lagen Null ist. Beim Spielen des Apparates treten jedoch an diesen Wendepunkten (welche der Brückenstellung *ab* entsprechen) keine Zuckungen auf; der zweite Differentialquotient der Stromintensität hat also keinen Einfluss auf die Erregung (v. Fleischl). Ueber die eintretenden Zuckungen s. unten p. 373. Die Angaben anderer Untersucher (Fuhr, v. Kries) weichen von vorstehenden in einzelnen Punkten ab.

Der Nerv mit Muskel ist in Folge des Erregungsgesetzes ein höchst empfindliches Reagens auf unterbrochene oder inducirte Ströme. Jedoch wird er hierin durch das Telephon noch übertroffen, welches z. B. Inductionsströme noch bei so grossem Rollenabstande hören lässt, dass ein im gleichen Kreise befindliches Präparat nicht erregt wird (Hermann).

2) Das Zuckungsgesetz und das polare Erregungsgesetz.

Die Zuckungen treten nicht jedesmal bei Schliessung und Oeffnung, sondern häufig nur in Einem der beiden Fälle auf; massgebend hierfür ist Richtung (Pfaff) und Stärke (Heidenhain) des Stroms; die hier herrschenden Regeln nennt man das Zuckungsgesetz (Pfaff, Nobili u. A.), dessen regelmässigste Form folgende ist (Pflüger). Die Grenzen der Intensitätsstufen sind sehr veränderlich.

Stromintensität	Aufsteigender Strom		Absteigender Strom	
	Schliessung	Oeffnung	Schliessung	Oeffnung
Schwächste	Zuckung	Ruhe	Zuckung	Ruhe
Mittlere	Zuckung	Zuckung	Zuckung	Zuckung
Stärkste	Ruhe	Zuckung	Zuckung	Ruhe

Zum Nachweise des Zuckungsgesetzes wird der Strom dem Nerven mittels unpolarisirbarer Elektroden (p. 294) zugeleitet und die Stromstärke mittels des Rheochords (p. 371) abgestuft. Einige Vervollständigungen des Zuckungsgesetzes werden im Folgenden erwähnt werden.

Der Grund des Zuckungsgesetzes ist darin erkannt worden (Pflüger), dass der Strom den Nerven bei der Schliessung nur an der Kathode, bei der Oeffnung nur an der Anode erregt, und zwar ist die Schliessungserregung an sich die stärkere. Hieraus erklärt sich zunächst, warum die schwächsten Ströme nur Schliessungszuckung geben. Mittlere Ströme geben alle 4 Zuckungen, weil sowohl die Kathoden- als die Anodenerregung dem Muskel zugeleitet wird. Bei den stärksten Strömen verliert die anelektrotonische Strecke ihr Leitungsvermögen (p. 368), der aufsteigende Strom kann daher bei der Schliessung, weil zwischen Reizstelle und Muskel die Anode liegt, keine Zuckung machen. Bei der Oeffnung ist die katelektrotonische Strecke momentan leitungsunfähig (vgl. p. 368), deshalb bleibt beim absteigenden Strom die Oeffnungszuckung aus.

Das eben angeführte Gesetz lässt sich nun weiter dahin fassen (Pflüger), dass eine Nervenstelle nur durch Entstehen von Katelektrotonus und durch Verschwinden von Anelektrotonus erregt wird (also jedesmal nur durch den Uebergang in einen Zustand

grösserer Erregbarkeit). Der erstere Vorgang ist der stärker erregende. An ganz unversehrten Nerven, namentlich am lebenden Menschen, sind Oeffnungserregungen oft schwierig zu erhalten (Fick u. A.).

Auch an den herzhemmenden Vagusfasern bewährt sich das sog. Zuckungsgesetz in den kurzen, der Schliessung absteigender und Oeffnung aufsteigender Ströme folgenden Verzögerungen des Herzschlages (Donders). An sekretorischen Nerven existiren keine Erfahrungen, ausser dass sie auf konstante Ströme nicht reagiren, ebensowenig die vasomotorischen (Grützner).

An sensiblen Nerven bewährt sich das Erregungsgesetz insofern, als hauptsächlich Stromesschwankungen erregend wirken, und zwar entstehen bei starken Strömen am Frosche Reflexe nur bei Schliessung des aufsteigenden und bei Oeffnung des absteigenden Stromes (Pflüger), was leicht aus Obigem erklärlich ist. Ausserdem entstehen mässige Empfindungen während der ganzen Dauer des Stromes, besonders Geschmacksempfindungen bei Durchströmung der Zunge, Schmerzen bei Durchströmung der Haut, besonders wenn diese exkoriirt ist, u. s. w. Jedoch lassen sich diese Erscheinungen möglicherweise aus Einwirkungen elektrolytischer Produkte auf die sensiblen Endorgane erklären (vgl. die Lehre vom elektrischen Geschmack im zwölften Kapitel). Nur eine Thatsache, nämlich die Schmerzempfindungen in der Hand während starker Durchströmung des Ulnaris am Vorderarm (Volta), würde zur Annahme einer erregenden Wirkung des konstanten Stromes auf sensible Nerven zwingen.

Bei den Versuchen mit dem Ortho-Rheonom (p. 371) wechselt jedesmal beim Durchgang der Brücke durch die Querstellung die Richtung des Stromes im Nerven, so dass an jeder Elektrode Abnahme des Anelektrotonus unmittelbar in Zunahme des Katelektrotonus, und darauf Abnahme des Katelektrotonus in Zunahme des Anelektrotonus übergeht. Stellt z. B. die ausgezogene Kurve *fghik*, Fig. 76, den Elektrotonus der einen Elektrode dar (positive Ordinaten bedeuten Anelektrotonus), so würde diese Elektrode in den Zeiten *mo*, *qs*, u. s. w. nach dem Erregungsgesetz beständig erregt, in den Zwischenzeiten *oq* u. s. w. in Ruhe sein. Die andere Elektrode, deren Zustand durch die punktirte Kurve dargestellt ist, würde mit der ersten alternirend erregt werden. Der Muskel aber beantwortet den gleichmässigen Vorgang im Nerven während der Zeit *mo* nicht mit einer dauernden Kontraktion, sondern mit einer einzigen Zuckung, welche in ein bestimmtes Stadium, z. B. die Punkte *t*, *u* hineinfällt (v. Fleischl). Einige Eigenthümlichkeiten dieser Zuckungen sind schon p. 272, 274 und 302 erwähnt. Entweder also ist die Erregung des Nerven nicht einfach eine Funktion von di/dt, sondern auch von i, oder die Muskelkontraktion ist kein adäquater Ausdruck der Nervenerregung.

3) Der Einfluss der Streckenlänge und des Stromwinkels.

Die Länge der durchflossenen Nervenstrecke hat auf die erregenden Wirkungen innerhalb gewisser Grenzen einen begünstigenden

Einfluss, wenn der grössere Widerstand der längeren Strecke durch entsprechende Steigerung der elektromotorischen Kraft kompensirt wird (Pfaff, v. Humboldt u. A.). Der Grund liegt jedenfalls darin, dass der Abstand der Elektroden den Elektrotonus vermehrt (s. unten sub IV. 1. c), auf welchem ja die Erregung beruht.

Ferner nimmt die erregende Wirkung ab, wenn der Strom nicht longitudinal, sondern schräg durch den Nerven geleitet wird, und wird bei streng transversaler Stromrichtung Null (Galvani), was sich am besten durch Versenken des Nerven in eine durchströmte Flüssigkeit nachweisen lässt (Hermann mit Albrecht & Meyer). Mit zunehmendem Winkel zwischen Faser- und Stromaxe nimmt die Erregung nach unbekanntem Gesetze ab (annähernd wie der Kosinus, du Bois-Reymond, E. Fick). Der Grund dieses Verhaltens liegt darin, dass bei querer Durchströmung in jeder Faser Anode und Kathode einander gegenüberliegen, so dass ihre Wirkungen auf den Nerven sich aufheben (vgl. auch unten sub IV. 1. c). Ueberhaupt muss bei jeder Betrachtung eines Falles elektrischer Erregung die Lage der physiologischen Anode und Kathode, d. h. der Ein- und Austrittsstellen des Stromes an den einzelnen Fasern, berücksichtigt werden.

Liegt nur Eine Elektrode, z. B. die Kathode, am Nerven, die andere an irgend einer Körperstelle, so wird immer zu beiden Seiten der physiologischen Kathode eine Anode liegen (p. 368), aber meist von geringerer Dichte; es wird also hauptsächlich die Wirkung der am Nerven liegenden äusseren Elektrode für den Erfolg massgebend sein.

4) Der Einfluss der Durchströmungsdauer.

a. Sehr kurze Ströme; Induktionsströme.

Einen wesentlichen Einfluss auf die Erregung hat endlich die Dauer des Stromes. Zunächst fällt bei kurzdauernden Strömen die Oeffnungserregung fort; Induktionsströme erregen überhaupt nur an ihrer Kathode (Chauveau, Fick u. A.), d. h. durch ihre Entstehung und nicht durch ihr Verschwinden. Offenbar kann das Verschwinden des Anelektrotonus nur dann erregen, wenn dieser Zeit hatte, sich hinreichend zu entwickeln. Bei immer kürzerer Schlussdauer wird aber auch die Schliessungserregung (aus ähnlichem Grunde) immer schwächer (Fick, Brücke u. A.), und endlich Null, wenn die Schliessung weniger als 0,0015 sek. dauert, an auf 0° abgekühlten Nerven schon unter 0,02 sek. (Helmholz & König). An Muschelnerven tritt dies Verschwinden besonders leicht auf; dieselben erinnern in ihrer trägen Reaktion an die glatten Muskeln (Biedermann).

Bei allmählicher Verstärkung der Induktionsströme nimmt die Erregung zu.

dann aber, wenigstens bei aufsteigenden Strömen, wieder ab, um zu verschwinden und bei weiterer Verstärkung von Neuem aufzutreten (Fick, Tiegel). Die Ursache dieser „Lücke" in den Erregungen scheint darin zu liegen, dass die Anode des Induktionsstroms bei gewissen Stromstärken den Durchgang der Erregung verhindert, bei höheren Stromstärken aber selber eine Art Oeffnungserregung hervorbringt (Fick; Tigerstedt & Willhard).

Von den Induktionsströmen, welche das wirksamste elektrische Erregungsmittel sind (p. 370), wirkt der Schliessungsinduktionsstrom schwächer als der Oeffnungsstrom, weil ersterer durch den Extrastrom verzögert und geschwächt wird, während bei der Oeffnung der Extrastrom nicht zu Stande kommt. Sollen beide Induktionsströme annähernd gleiche Wirkung haben, so muss man statt Schliessung und Oeffnung des primären Kreises Wegnahme und Herstellung einer gutleitenden Nebenschliessung zur primären Spirale einführen, so dass diese nie offen ist und daher stets der Extrastrom zu Stande kommt (Helmholtz). Auch den Wagner'schen Hammer, welcher den primären Strom selbstthätig unterbricht, kann man so modifiziren (Helmholtz), dass er eine Nebenschliessung herstellt und wegräumt.

Der Oeffnungs-Extrastrom wirkt stark erregend, wenn man die Enden der primären Spirale, in einer Nebenschliessung zu Kette und Unterbrecher, mit dem menschlichen Körper verbindet. Die Wirkung der Selbstinduktion, welche in Verzögerung des Induktionsstroms, also Verminderung seiner physiologischen Wirkung besteht, giebt sich auch dadurch zu erkennen, dass zuweilen eine vieldrähtige sekundäre Spirale schwächer erregt, als eine von weniger Windungen (Duchenne, Dubois).

Auch der Schliessungs-Extrastrom kann physiologisch auf verschiedene Arten nachgewiesen werden (Hering). Bringt man z. B. eine Induktionsspirale als Nebenschliessung zum Nerven an, und schwächt den Kettenstrom durch Widerstände derart, dass Schliessung und Oeffnung des Nervenkreises keine Zuckung bewirkt, so macht Schliessung und Oeffnung des Kettenstroms noch Zuckungen durch den Schliessungs- und Oeffnungs-Extrastrom. Besteht ferner die Spirale aus zwei Abtheilungen, welche man gleich- oder gegensinnig schalten kann, so giebt ein sehr schwacher Kettenstrom bei gleichsinniger Schaltung noch Zuckung, während er sie bei gegensinniger nicht giebt, obgleich der Nervenzweig des Kettenstroms in beiden Fällen gleich ist.

Auch bei offenem Induktionskreise treten häufig in einem damit verbundenen Präparate Zuckungen resp. Tetanus durch die Induktionen ein, die sog. unipolaren Induktionszuckungen (du Bois-Reymond), namentlich wenn eins der offenen Enden mit einem grossen Konduktor, z. B. der Erde, verbunden ist, oder wenn beide Enden in Form von Kondensatorplatten einander nahe gegenüberstehen, kurz also wenn die Enden grosse Ladungskapazität haben. Es scheint, dass durch Ladung und Entladung ein stromartiger Vorgang entsteht. Das Zuckungsgesetz bewährt sich hier so, als ob ein wirklicher Strom vorhanden wäre.

Die unipolaren Wirkungen bilden bei Reizversuchen am lebenden Thiere eine Quelle von Täuschungen durch Ausbreitung der Reizung auf nicht im Kreise befindliche Nerven, zumal auch bei Schliessung des Kreises durch einen Nerven der grosse Widerstand des letzteren die Schliessung so unvollkommen macht, dass noch unipolare Wirkungen möglich sind (du Bois-Reymond). Man verhindert letztere, indem man erstens den Induktionskreis nie offen lässt, sondern die Ströme durch eine gutleitende Nebenschliessung (du Bois-Reymond's Schlüssel) vom Nerven abblendet, welche behufs Reizung geöffnet wird, zweitens die untere Elektrode durch die Gas- oder Wasserleitungsröhren mit der Erde verbindet (Engelmann & Place).

Auch die induzirten Ströme des Telephons bei Erschütterung oder Hineinsprechen sind zur Nervenerregung geeignet; vgl. auch p. 356.

Da auch auf feuchte Leiter Ströme induzirt werden (Faraday), und zwar mit derselben elektromotorischen Kraft wie auf metallische (Hermann), so muss der Nerv auch durch Induktion auf ihn selbst erregt werden können (du Bois-Reymond). Dies gelingt in der That, wenn man das Präparat in Gestalt einer geschlossenen Windung um die primäre Spirale isolirt herumlegt (Hermann).

Sehr bemerkenswerth ist, dass die äusserst schnell oscillirenden elektrischen Bewegungen, welche durch die Entladungen von Leydener Flaschen u. dgl. induzirt werden, thierische Theile nicht erregen, obwohl im gleichen Kreise befindliche Glühlampen aufleuchten (Tesla). Der Grund liegt wahrscheinlich darin, dass diese Ströme sich nur an der Oberfläche abgleichen und nicht ins Innere eindringen.

β. Sehr lange Ströme; Oeffnungstetanus.

Nach sehr langen Schliessungen eines Stromes tritt bei der Oeffnung statt der Zuckung häufig Tetanus ein (Oeffnungstetanus, Ritter), welcher bei Wiederschliessung aufhört, durch Schliessung in entgegengesetzter Richtung dagegen verstärkt wird (Volta'sche Abwechselungen). Der Grund des Oeffnungstetanus liegt in der starken und dauernden Erregung der anelektrotonischen Strecke*), was sich bei absteigenden Strömen dadurch zeigen lässt, dass der Tetanus durch einen Schnitt im Indifferenzpunkt, welcher die anelektrotonische Strecke vom Muskel trennt, sofort beseitigt wird (Pflüger). Die Verstärkung durch Stromumkehr erklärt sich dadurch, dass die erregte Strecke nunmehr in Katelektrotonus, also in erhöhte Erregbarkeit versetzt wird.

Zuweilen bewirkt, scheinbar abweichend von dem Grundgesetz (p. 369), der Strom, namentlich der absteigende, während seiner ganzen Dauer unregelmässige Zuckungen oder Tetanus (Schliessungtetanus) (Pflüger, Eckhard). Wahrscheinlich rührt sowohl dieser wie der Oeffnungstetanus von latenten tetanischen Reizen (Vertrocknung) her, welche für sich nicht zur Erregung ausreichen, wohl aber in solchen Strecken, deren Erregbarkeit elektrotonisch erhöht ist, d. h. die kathodische nach der Schliessung und die anodische nach der Oeffnung. Hierfür spricht,

*) Einen direkten Beweis für diese Erregung s. unten p. 389, 393.

dass der Schliessungstetanus nur bei gewissen Stromstärken, und stets unsicher auftritt, und dass zum Tetanisiren noch ein diskontinuirliches Moment erforderlich ist, welches ohne die letztgenannte Annahme weder beim Schliessungs- noch beim Oeffnungstetanus klar ist. Uebrigens geben diese Tetani keinen sekundären Tetanus (Hering & Friedrich, Morat & Toussaint; vgl. p. 302); dagegen sind sie von intermittirenden Aktionsströmen begleitet, welche am Kapillarelektrometer und am Telephon nachweisbar sind (v. Frey).

5) Superposition von Stromesschwankungen auf bestehende Ströme.

Die Frage nach dem Einfluss der absoluten Stromintensität auf die erregende Wirkung von Stromesschwankungen kann so aufgefasst werden (Pflüger), dass die erregende Stromesschwankung auf einen bestehenden elektrotonisirenden Strom superponirt wird, und zwar so, dass die polarisirenden Elektroden zugleich als erregende benutzt werden. Der Versuch wird am einfachsten so angestellt, dass ein vom Rheochorddraht *ac* (Fig. 77) bei *ab* abgezweigter Strom den Nerven *MN* in *mn* durchfliesst, in den Stromzweig des Nerven aber die sekundäre Spirale *q* eines Induktionsapparates eingeschaltet wird, in dessen primärer Spirale *p* ein Strom geschlossen oder geöffnet wird. Die hier auftretenden Erscheinungen entsprechen durchaus dem Gesetze des Elektrotonus (Hermann): Ist der Induktionsstrom dem polarisirenden gleichgerichtet, so ist die erregende Wirkung des ersteren verstärkt, weil die erregende Kathode (vgl. p. 374) auf den Katelektrotonus des Bestandstromes fällt. Bei entgegengesetzter Richtung beider Ströme ist die Wirkung herabgesetzt, weil die erregende Kathode auf bestehenden Anelektrotonus fällt. Wenn man statt des Induktionsstromes eine plötzliche Verstärkung oder Schwächung des Bestandstromes erregend wirken lässt, so lässt sich erstere wie die Schliessung eines gleichsinnigen oder wie die Oeffnung eines entgegengesetzten, letztere wie die Schliessung eines entgegengesetzten oder wie die Oeffnung eines gleichsinnigen Stromes betrachten, und wiederum das elektrotonische Gesetz anwenden. So ergiebt sich, wie man leicht findet, folgender Satz: Eine Stromesschwankung von gegebener Steilheit wirkt stärker erregend, wenn sie eine Verstärkung eines bereits bestehenden Stromes darstellt, schwächer aber, wenn sie eine Verminderung eines bestehendes Stromes ist.

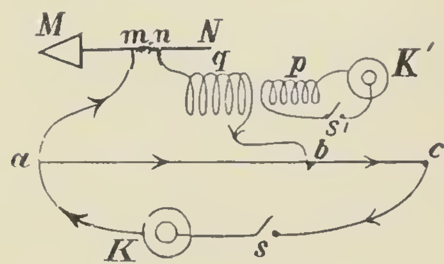


Fig. 77.

Ist dagegen der Bestandstrom schon sehr stark, so wirken superponirte mässige Stromesschwankungen überhaupt nicht mehr, wahrscheinlich weil der Elektrotonus schon so stark ist, dass die Schwankungen ihn nicht mehr verändern, also die Grundbedingung der Erregung fehlt (Hermann).

Aus diesen Sätzen erklären sich zahlreiche Einzelerscheinungen im Gebiete der Nervenreizung, wenn berücksichtigt wird, dass der ausgeschnittene Nerv vermöge der Demarkationsströme (vgl. unten sub IV.) am Querschnitt und an den Querschnitten der abgeschnittenen Aeste Sitz konstanter Ströme ist (Hermann, Biedermann, Grützner u. A.). 1. Liegt die eine Elektrode am Querschnitt des Nerven, so giebt der abmortuale Strom nur Schliessungszuckung, der admortuale nur Oeffnungszuckung, d. h. die Wirkung der im Todten liegenden Elektrode versagt, wie am Muskel (p. 281) (Biedermann, Engelmann & van Loon). Der Grund dieses „polaren Versagens" liegt zum Theil darin, dass der Demarkationsstrom einen abmortualen Bestandstrom darstellt, auf dessen Kathode bei abmortualem Strome die Kathode, bei admortualem die Anode des erregenden Stromes fällt. Jedoch ist es auch möglich, dass das Absterben die lokale Erregbarkeit herabsetzt; so versagt z. B. auch die auf eine wasserstarre Muskelstrecke aufgesetzte Elektrode (Hermann), obwohl hier kein Demarkationsstrom vorhanden ist (p. 296). 2. Kompensirt man den Demarkationsstrom durch einen Rheochordzweig einer Kette, so erhält man eine Zuckung, wenn der Hauptkreis dieser Kette geöffnet, nicht aber wenn er geschlossen wird (Biedermann). Auch dies erklärt sich leicht: Die Oeffnung stellt eine Verstärkung des Bestandstromes, die Schliessung eine Schwächung desselben dar. 3. Die Erregbarkeit eines Nerven für absteigende konstante und Induktionsströme ist am oberen, für aufsteigende am unteren Ende grösser (Hermann, v. Fleischl, Gnezda); das erstere folgt schon aus dem sub 1 Gesagten, das letztere erklärt sich, wie auch eine Anzahl anderer analoger Erscheinungen, aus dem durch die Aststümpfe bedingten Elektrotonus (Grützner); vgl. auch unten sub 6.

Werden gleichzeitig zwei Strecken desselben Nerven mit Strömen gereizt, so treten ebenfalls Erscheinungen ein, welche sich erklären, wenn man den an der erregenden Elektrode jedes Stromes durch den anderen Strom hervorgebrachten Elektrotonus berücksichtigt (Sewall). Interferenzerscheinungen beider Erregungswellen, welche sich wegen des doppelsinnigen Leitungsvermögens (p. 365) in der Zwischenstrecke begegnen müssen, sind zwar anscheinend vorhanden (Kaiser, v. Uexküll), aber noch nicht genügend übersehbar.

Anhang zur elektrischen Erregung. Der Magnetismus ist ohne jede

Wirkung (d. h. abgesehen von Induktion durch Bewegung von Leitern im magnetischen Felde) auf den Nerven, den Muskel oder andere Organe (Hermann). Die positiven Angaben der Hypnotiker u. dgl. beruhen auf kritikloser Beobachtung. Die thierischen Theile verhalten sich lebend oder todt, feucht oder trocken, diamagnetisch (Faraday, Kohlrausch).

2. Thermische Einwirkungen.

Die Erregbarkeit der Nerven erhält sich von 0° bis gegen 50° (für Froschnerven), bei den 50° nahen Temperaturen aber nur für kurze Zeit; bis 50° kann der Nerv durch Abkühlung die verlorene Erregbarkeit wiedergewinnen; bei 65° stirbt er sofort ab; mit der Temperatur steigt ausserdem die Erregbarkeit (Rosenthal & Afanasieff). Kälte kann vor der Herabsetzung erhöhend wirken (Grützner & Efron). Der Einfluss der Temperatur auf die Leitung ist schon p. 366 erwähnt, und auch am Menschen nachweisbar (Oehl).

Bei Versuchen mit elektrischer Reizung muss der Einfluss der Temperatur auf das Leitungsvermögen berücksichtigt werden. Die Wirkung sehr flüchtiger Reize (p. 374) steigt mit der Temperatur, während derjenige gewöhnlicher Ströme sich im Ganzen umgekehrt verhält (Gotch & Macdonald). Sehr kalte Frösche haben meist übererregbare Nerven; jedoch scheint es sich mehr um die Endorgane zu handeln (Boruttau).

Temperaturen über 35° bewirken häufig Erregung, Tetanus (Valentin, Eckhard u. A.); jedoch bleibt dieselbe bei reinen Versuchen aus, rührt also wohl von latenten Reizen her, welche erst durch die erhöhte Erregbarkeit zur Wirkung gelangen (p. 376); nur sensible Nerven erregen bei hohen Temperaturen regelmässig Reflexe (Grützner). Auch Kälte kann erregend wirken: taucht man den Ellbogen in Eiswasser, so entsteht im Verbreitungsgebiet des Ulnaris Schmerz und dann „Einschlafen“ und Anästhesie (E. H. Weber). Ferner bewirkt starker Temperaturwechsel oft Tetanus (v. Sobieranski).

3. Mechanische Einwirkungen.

Plötzliche mechanische Läsionen (Schlag, Quetschung, Zerrung) erregen den Nerven, während allmähliche Drucksteigerung unwirksam ist (Fontana). Durch regelmässiges leichtes Hämmern einer Nervenstelle (mechanischer Tetanomotor, Heidenhain) oder durch den oscillirenden Zug einer schwingenden Stimmgabel (Langendorff) kann man tetanisch reizen. Die zur Erregung eines Froschnerven nöthige lebendige Kraft liegt unter 0,007 g-m, und ist mehrere Hundert mal kleiner als die ausgelöste Muskelarbeit (Tigerstedt).

Allmähliche mechanische Schädigungen verändern nur die Erregbarkeit, und zwar bei mässigen Graden erhöhend, bei höheren

herabsetzend bis zur Unerregbarkeit und Leitungsunfähigkeit. Bei Dehnung ist die Erhöhung der Erregbarkeit leicht nachweisbar (Harless u. A.); das Maximum liegt für Froschnerven etwa bei einer Belastung von 20—25 g (Tigerstedt). Auch durch Druck tritt Erhöhung der Erregbarkeit ein (Zederbaum). Hohe Drücke, welche das Leitungsvermögen beeinträchtigen, bewirken zuweilen Erregungserscheinungen. Hierher gehört das sog. Einschlafen der Glieder durch Druck auf den Nervenstamm, bei welchem Verminderung des Tastvermögens und gleichzeitiges Kriebeln auftritt. Jedoch kann auch diese Erregung möglicherweise auf latente Reize (vielleicht vom Rieseln des Blutes herrührend), welche durch erhöhte Erregbarkeit wirksam werden, zurückgeführt werden. Nachlass des Druckes oder der Spannung wirkt ebenfall erregend (Kühne, v. Uexküll).

Ob Druck (Ligatur) die motorischen Fasern leichter, resp. früher schädigt als die sensiblen (Lüderitz), oder umgekehrt (Zederbaum, Efron), bedarf weiterer Versuche. Bei mässiger Kompression des Ischiadicus sind die Reflexe vom betr. Bein auf das andere noch erhalten, aber nicht auf das gleiche (Zederbaum): die sensiblen Fasern bleiben also für den in Frage kommenden Reiz länger durchgängig als die motorischen; dies kann jedoch darauf beruhen, dass die ausgelöste Erregung schwächer ist als die auslösende.

Die Fontana'sche Querbänderung der Nerven, welche bei Dehnung verschwindet, beruht nur auf Ziekzackbiegung der nicht gedehnten Fasern und hat keine physiologische Bedeutung.

4. Chemische Einwirkungen.

Vertrocknung des Nerven ist mit heftigen Zuckungen und Tetanus des Muskels verbunden, welche durch Befeuchtung wieder beseitigt werden können (Kölliker); eine Erhöhung der Erregbarkeit geht der Erregung voraus (Harless). Auch koncentrirte Salz- und Harnstofflösungen und koncentrirtes Glycerin erregen durch Wasserentziehen; Auswässern beseitigt häufig die Erregung. Destillirtes Wasser vernichtet langsam die Erregbarkeit; in verdünnter ($^1/_2$procentiger) Kochsalzlösung (Kölliker), in Oel, Quecksilber hält sie sich sehr lange. Säuren, Alkalien, Salze der Schwermetalle, Alkohol, Chloroform und viele andere Substanzen vernichten die Erregbarkeit, häufig mit vorangehender Erregbarkeitserhöhung und Erregung (Eckhard, Kühne u. A.). Von Ammoniak ist es streitig, ob letztere eintritt.

Die untere Grenze der Koncentration, bei welcher motorische Nerven durch Alkalisalze gereizt werden, liegt für dasselbe Metall ziemlich bei gleichem Molekulargehalt (Hirschmann). Das Verhalten sensibler Nerven ist streitig, ihre chemische Erregbarkeit scheint geringer, aber nachweisbar (Wertheimer) und an ver-

schiedenen Nerven und Nervenstrecken sehr verschieden (GRÜTZNER). Ueber eine Erscheinung beim Vertrocknungstetanus s. p. 284.

5. Die natürliche Nervenerregung

besteht in unverständlichen Einwirkungen der mit den Faserenden verbundenen centralen und Sinnesapparate (s. die folgenden Kapitel).

6. Die Beziehungen zwischen Reiz- und Erregungsgrösse.

Nur die elektrischen Reize lassen sich einigermassen graduiren; bei stets gleichem Schliessungsvorgang darf im Wesentlichen die erregende Dichtenschwankung (vgl. p. 369) der Stromintensität proportional gesetzt werden, welche sich mittels des Rheochords abstufen lässt (p. 370 f.). Induktionsströme können auch durch Verschieben der sekundären Spirale gegen die primäre abgestuft werden; die Graduirung der Intensitäten muss mittels der Ablenkungen am Galvanometer geschehen (FICK). — Die Reizerfolge lassen sich nur indirekt und unvollkommen an der Kraft oder Hubhöhe des Muskels vergleichen.

An einem gegebenen Präparat wachsen die Erfolge von einem gewissen Schwellenwerth des Reizes ab in einer gegen die Abscisse konkaven Kurve (HERMANN, TIGERSTEDT) bis zu einem Maximum; nach WALLER ist die Kurve anfangs konvex, dann gradlinig, zuletzt konkav.

Folgen gleiche untermaximale Reize rhythmisch auf einander, so nimmt häufig die Wirkung allmählich zu, d. h. jeder Reiz hinterlässt eine kurze Erhöhung der Erregbarkeit (WUNDT; v. BEZOLD & ENGELMANN). Die dadurch hervorgebrachte verstärkte Wirkung wird meist als Summation der Erregungen bezeichnet.

Die Frage, ob der Nerv durch anhaltende Reizung ermüdet, kann nur dadurch entschieden werden, dass man den Muskel durch Einschiebung eines elektrotonisirenden Stromes oder schwache Kurarisirung vor der Mitreizung und Ermüdung bewahrt, und nachher den Strom öffnet, resp. die Ausscheidung des Kurare abwartet (BERNSTEIN, BOWDITCH). Bei solchen Versuchen ermüdet der Nerv selbst durch mehrstündige Reizung nicht (WEDENSKY, BOWDITCH). Aehnliches ergiebt die Beobachtung der negativen Schwankung am Nerven selbst (MASCHEK, EDES).

Die temporäre Ausschliessung des ermüdbaren Endorgans gelingt auch an den Herzfasern des Vagus (SZANA) und an den sekretorischen Nerven (LAMBERT), beides durch Atropin (p. 96, 144). Wird der Nerv während der Atropinisirung anhaltend gereizt, so zeigt er sich nach der Entgiftung noch wirksam.

Am gleichen Nerven hat die gleich starke Reizung verschiedener Stellen oft ungleichen Erfolg; namentlich ist die Erregbarkeit der dem Querschnittsende näheren Stellen grösser (BUDGE, PFLÜGER). Der Grund hiervon könnte darin liegen, dass die Erregung bei ihrer Fortleitung lawinenartig anschwillt (PFLÜGER), indessen sind bei sensiblen Nerven die Erfolge bei Reizung nahe dem Centrum grösser (RUTHERFORD, HÄLL-

stén). Für ganz reine Versuche müssten Querschnitte des Nerven und seiner Aeste vermieden werden, weil diese in Folge der Demarkationsströme, wie schon p. 378 erwähnt, lokale Erregbarkeitsveränderungen hervorbringen können; der Querschnitt versetzt den angrenzenden Abschnitt des Nerven in Katelektrotonus, erhöht also dessen Erregbarkeit (Hermann), und anliegende Astquerschnitte wirken elektrotonisch auf den Stamm.

In der That zeigt der Ischiadicus nur dann Ungleichheiten der Erregbarkeit, wenn entsprechende Demarkationsströme vorhanden sind (Weiss); besonders leicht lässt sich die Gleichheit der Erregbarkeit mit mechanischer Reizung (Tigerstedt) und an langen astlosen Nerven wie Vagus und Phrenicus der Säuger (Weiss; J. Munk & Schultz) nachweisen. Jedoch zeigt sich die Einwirkung von Chemikalien, Temperaturen u. s. w. an den oberen Nervenstrecken schneller als an den unteren (Grützner & Efron), was auf essentielle Verschiedenheit der Streckenbeschaffenheit deuten würde.

III. Die Lebensbedingungen des Nerven.

1. Das Absterben ausgeschnittener Nerven.

Ausgeschnittene Nerven verlieren nach einer gewissen, beim Kaltblüter längeren und durch Wärme verkürzten Zeit ihre Erregbarkeit und Leitungsfähigkeit; genauere Angaben sind nicht möglich, weil der Muskel bei indirekter Reizung schon früh versagt (p. 288), vermuthlich wegen Absterbens der Nervenenden; es scheint nach galvanischen Versuchen, dass der Nervenstamm zu dieser Zeit noch leistungsfähig ist. Im Beginn des Absterbens findet ein erhebliches Ansteigen der Erregbarkeit statt (Rosenthal). Die Stadien des Absterbens treten nicht an allen Stellen des Nerven gleichzeitig auf, sondern um so früher je näher dem Centrum (Valli, Ritter) oder dem Querschnitt (Rosenthal). Eine der Todtenstarre analoge sichtbare Veränderung ist nicht nachweisbar; die Meinung Einiger, dass der Axencylinder nicht präexistire, sondern eine postmortale Eiweissgerinnung darstelle, ist nicht erwiesen. Nur am Querschnitt tritt eine degenerative Veränderung (traumatische Degeneration) der verletzten Fasern ein (Schiff), welche jedoch nur bis zum nächsten Ranvier'schen Schnürring geht, d. h. sich auf die verletzte Nervenfaserzelle beschränkt (Engelmann).

Die Ursache des Absterbens nach dem Ausschneiden lässt sich nicht so bestimmt wie beim Muskel ermitteln, weil der Stenson'sche Versuch aus dem oben angegebenen Grunde über das Verhalten des Nervenstammes nichts aussagt. Im Vakuum bleibt der Nerv, wie der Muskel, lange erregbar (Pflüger & Ewald); auch seine grosse Gefäss-

armuth deutet auf Unabhängigkeit von Kreislauf und Athmung, was sich dadurch bestätigt, dass beim STENSON'schen Versuch die Sensibilität noch viele Stunden erhalten bleibt (STEFANI & CAVAZZANI). Dies gilt jedoch keineswegs für die centralen und peripherischen Endorgane; vgl. vielmehr hierüber die folgenden Kapitel.

2. Der Einfluss der Nervencentra.

Im lebenden Thiere durchschnittene Nerven sterben in ihrem peripherischen Abschnitt ab, genau unter denselben Erscheinungen der Erregbarkeitsveränderungen wie ausgeschnittene (J. MÜLLER & STICKER, VALLI, PFAFF u. A.). Gleichzeitig beginnt eine paralytische Degeneration des vom Centrum abgetrennten Stückes (J. MÜLLER, STEINRÜCK u. A.), und zwar in ganzer Länge jeder abgetrennten Faser; der Axencylinder schwindet, das Mark wird trübe und körnig, und verschwindet dann ebenfalls, so dass nur das Neurilemm übrig bleibt, und der Nerv zu einem dünnen grauen Strange wird. Durchschneidet man die sensible Wurzel eines Spinalnerven zwischen Ganglion und Rückenmark, so degenerirt nur der centrale, am Rückenmark bleibende Stumpf, während der ganze mit dem Ganglion noch verbundene Nerv in seinen sensiblen Fasern unentartet bleibt; für die sensiblen Nervenfasern liegt also das Ernährungscentrum, von welchem sie nicht getrennt werden dürfen ohne zu degeneriren, nicht im Mark, sondern im Spinalganglion (WALLER).

Nach neueren Angaben (FRIEDLÄNDER & F. KRAUSE, JOSEPH) degenerirt in durchschnittenen sensiblen Nerven ein Theil der Fasern im centralen, und nicht im peripherischen Abschnitt, und andrerseits nach Durchschneidung der sensiblen Wurzel ein Theil des peripherischen Abschnitts, während ein entsprechender Theil des centralen Abschnitts intakt bleibt. Hiernach würden nicht alle sensiblen Fasern ihr trophisches Centrum im Spinalganglion haben, sondern ein Theil in der Peripherie (vielleicht in den Tastkörperchen, F. KRAUSE), und ein Theil im Rückenmark. Wie die Spinalganglien verhält sich auch im Wesentlichen das Gangl. jugulare vagi; jedoch giebt es hier Erscheinungen, welche vorläufig nur so gedeutet werden können, dass gewisse Nervenfasern auf ein spinales und ein peripherisches trophisches Centrum angewiesen sind (GAD & JOSEPH). Bei Hunden, Katzen und Affen gilt das WALLER'sche Gesetz in aller Strenge (GABRI, SHERRINGTON). Weiteres über die Spinalganglien s. Kap. XI. — Auch eine, freilich langsamere, Degeneration der centralen Enden durchschnittener motorischer Nerven, welche von den Ursprungszellen ausgehen soll, wird behauptet (BIEDL).

Die genannten Vorgänge verlaufen beim Kaltblüter sehr viel langsamer als beim Warmblüter. Bei letzterem ist die Erhöhung der Erregbarkeit und der Beginn der Degeneration schon in den ersten Tagen merklich, und der Verlust der Erregbarkeit am 4. Tage vollendet (LON-

GET). Die Degeneration, welche auch innerhalb der Centralorgane eintritt, sobald Fasern von ihrem trophischen Centrum getrennt werden, ist ein ausgezeichnetes Mittel, um den anatomischen Verlauf einzelner Nervenfasern festzustellen, indem man sie, durch Durchschneidung an einer centralen Stelle, gleichsam kennzeichnet (BUDGE & WALLER; vgl. Kap. XI.).

3. Die Regeneration durchschnittener Nerven.

Die beiden Abschnitte eines durchschnittenen Nerven heilen sehr leicht wieder zusammen, mit voller Wiederherstellung des Leitungsvermögens (CRUIKSHANK, FONTANA); ein an zwei Stellen durchschnittener Nerv verheilt nur an der oberen Schnittstelle, d. h. die Verheilung erfolgt nur unter Vermittlung des Centralorgans (VULPIAN). Zwei centrale Nervenenden verwachsen nicht mit einander (STEFANI).

Die Regeneration tritt auch dann ein, wenn die beiden Nervenstümpfe ziemlich weit auseinander liegen; jedenfalls kann eine bleibende Trennung eines Nerven nicht sicher durch blosse Durchschneidung, sondern nur durch Excision (Resektion) eines möglichst langen Stückes erreicht werden. Bei der Regeneration gemischter Nerven kehrt zuerst die Sensibilität, dann der Willenseinfluss, und erst zuletzt die direkte Erregbarkeit des peripherischen Stückes wieder (SCHIFF, DUCHENNE, ERB, ZIEMSSEN & WEISS).

Der Modus der Regeneration ist noch streitig; die Meisten nehmen jetzt an, dass die Fasern des centralen Stumpfes in die Röhren des peripherischen hineinwachsen. Daher ist die Regenerationszeit von der Länge des peripherischen Nervenstumpfes abhängig, und beträgt 1 Tag für je 0,3—1 mm Streckenlänge (VANLAIR), Wesentliche Funktionsstörungen werden nach der Regeneration nicht beobachtet. die neuen Fasern erreichen also im Allgemeinen ihren alten Bestimmungsort. Am schwersten verständlich ist dies am Sympathicus, an welchem die Fasern an den Zellen eingeschalteter Ganglien enden, und doch die Funktion erhalten bleibt (LANGLEY).

Die Wiederherstellung der Funktion, besonders der Empfindlichkeit, erfolgt oft so schnell, dass sie unmöglich auf Regeneration beruhen kann. Vielmehr deuten solche Fälle auf die Existenz von Fasern benachbarter Nerven im Verbreitungsbezirk des durchschnittenen („kollaterale Innervation"); dass überhaupt vorübergehende Anästhesie auftritt, wird durch Hemmungswirkungen der Verletzung (Kap. XI.) erklärt (VANLAIR). Regenerirte Nerven können nach einer zweiten Durchschneidung abermals regeneriren (VANLAIR).

Eine schwer erklärbare Beobachtung ist, dass nach Durchschneidung und Degeneration des Hypoglossus der sensible Lingualis motorische Wirkungen auf die Zunge gewinnt, welche mit der Regeneration des ersteren wieder schwinden (PHILIPEAU & VULPIAN); die Erscheinung fehlt aber, wenn die Chorda tympani durchschnitten und degenerirt ist, ist also den dem Lingualis beigemischten Chordafasern zuzuschreiben (VULPIAN). Wesentlich ist die Feststellung, dass der gereizte Lin-

gualis das nach Durchschneidung des Hypoglossus auftretende paralytische Flimmern der Zunge (p. 290) verstärkt (Schiff); diese Verstärkung geht in wirkliche Bewegung („pseudomotorische Wirkung“) ähnlich derjenigen durch Hypoglossusreizung über, jedoch mit ungewöhnlich langem Latenzstadium (bis 3 Sek.); sie geht der gefässerweiternden Wirkung parallel, tritt aber auch bei verschlossenen Arterien (sogar an der ausgeschnittenen Zunge, Morat) ein, so dass ein unbekanntes Moment, vielleicht verstärkte Lymphbildung, das Zwischenglied bildet (Heidenhain). Auch andere gefässerweiternde Nerven (aber nicht alle, Wertheimer) haben nach Durchschneidung der motorischen Nerven ihres Bezirkes pseudomotorische Wirkungen (Rogowicz). Die bei Verwachsung des Lingualis und Hypoglossus von ersterem aus hervorgerufenen motorischen Wirkungen (p. 365) sind übrigens nicht etwa pseudomotorisch (Heidenhain), ebensowenig das Motorischwerden des sensiblen Trigeminusantheils für die Gesichtsmuskeln nach Durchschneidung des Facialis (Schiff).

IV. Die am Nerven selbst auftretenden funktionellen Erscheinungen.

Obgleich die Thätigkeit des Nerven hauptsächlich an seinen Endorganen festgestellt wird, hat man doch auch an ihm selber Veränderungen nachgewiesen, und zwar galvanische und weniger sicher chemische. Mechanische Vorgänge (Bewegung) sind an den Nervenfasern auf Reizung nicht zu sehen. Auch eine Erwärmung konnten die sorgfältigsten thermoelektrischen Untersuchungen (Helmholtz, Heidenhain) nicht konstatiren, selbst wenn der Apparat (p. 292) noch $^{1}/_{5000}{}^{0}$ anzeigte (Rolleston, Stewart, de Boeck). Die Angabe, dass beim Absterben Erwärmung eintrete (Rolleston), bedarf der Nachprüfung.

1. Galvanische Erscheinungen an den Nerven.

Die galvanischen Erscheinungen am Nerven sind denjenigen des Muskels in jeder Hinsicht analog, und können daher unter Verweisung auf p. 295ff. sehr kurz behandelt werden. Wegen des grossen Widerstandes des Nerven (s. unten p. 389) sind alle Ströme schwächer als beim Muskel, und daher empfindlichere Vorrichtungen nöthig (windungsreichere Galvanometer).

a. Erscheinungen in der Ruhe.

An ruhenden, ausgeschnittenen Nerven verhält sich der künstliche Querschnitt negativ gegen die Längsoberfläche (du Bois-Reymond); die elektromotorische Kraft beträgt 0,02—0,03 Volt. Unsymmetrische Längsschnittspunkte geben schwächere Ströme, nach demselben Gesetz wie am Muskel. Der Strom eines künstlichen Querschnitts (welcher auch kaustisch, thermisch etc. angelegt sein kann, vgl. p. 296), nimmt schnell ab, während neue Querschnitte volle Wirkung zeigen; der Grund liegt in der Begrenzung des Absterbeprozesses an den Ranvier'schen

Schnürringen (p. 382), und in der Stromlosigkeit der unversehrten Zellen (ENGELMANN; vgl. auch p. 297). Ganz abgestorbene Nerven sind stromlos. Die natürlichen Enden der Nervenfasern sind tief in andere Gewebe vergraben und können daher nicht untersucht werden; ein Ruhestrom, der ihnen angehörte, ist nirgends nachgewiesen (über Netzhautströme s. Kap. XII.).

Alle Wirkungen ruhender Nerven sind also auf die Negativität verletzter Faserstellen gegen den lebenden Rest zurückzuführen, und daher als Demarkationsströme zu bezeichnen (HERMANN).

Bei ungleicher Temperatur verschiedener Nervenstellen zeigen sich dieselben Ströme wie am Muskel (GRÜTZNER; vgl. p. 297).

An manchen Nerven zeigen die beiden Querschnitte verschieden starke Negativität gegen den Längsschnitt, und demgemäss gegen einander einen „Axialstrom"; die Richtung desselben soll bei rein centrifugalen Nerven aufsteigend, bei centripetalen absteigend sein; jedoch kommen vielfache Ausnahmen vor (DU BOIS-REYMOND, FREDERICQ, MENDELSSOHN u. A.).

b. Erscheinungen bei der Thätigkeit.

Der Demarkationsstrom zeigt bei tetanischer Erregung des Nerven eine negative Schwankung (DU BOIS-REYMOND), welche unter günstigen Umständen (z. B. Reizung durch Schliessung abterminaler Ströme am Querschnittsende, vgl. p. 377 f.) sekundären Tetanus giebt (HERING, STEINACH). Für Einzelreize ist die negative Schwankung ebenso durch sekundäre Zuckung (HERING), sicherer aber mit dem Rheotom (p. 297 f.) nachweisbar (BERNSTEIN), wobei sich zeigt, dass der Nervenstrom rascher abnimmt, als er wieder ansteigt, und sich beim Maximum der Schwankung umkehrt. Ohne Zweifel hat auch die tetanische Schwankung eine Kurve wie die ersten Senkungen der Fig. 45 (p. 299) sie andeuten. Die Gesammtdauer einer einzelnen Schwankung wird sehr verschieden angegeben (0,0007 sek. BERNSTEIN, 0,005 HERMANN, 0,024 HERING). Ist der Demarkationsstrom eines Nervenquerschnitts verschwunden (p. 385), so ist auch die Schwankung Null (HERMANN).

Die negative Schwankung bewährt sich ebensogut wie die Muskelzuckung als Zeichen der am Nervenende anlangenden Erregung; so ist z. B. ihre Latenzzeit bei entfernter Reizung in r (Fig. 78) grösser als bei naher in r', wenn beide Male der Demarkationsstrom in lq abgeleitet wird, und zwar genau um so viel, wie der Leitungszeit in der Nervenstrecke rr' entspricht; ferner nimmt die Schwankung an Grösse zu oder ab, wenn die Reizstelle in Kat- oder Anelektrotonus ver-

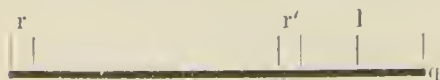


Fig. 78.

setzt wird (Bernstein). Bei Reizung des Ischiadicus zeigen nicht allein die hinteren, sondern auch die vorderen Spinalwurzeln negative Schwankung, ein sicherer Beweis, dass die motorischen Fasern auch centripetal leiten, und ebenso zeigt ein Querschnitt des Stammes negative Schwankung nicht blos bei Reizung der vorderen, sondern auch bei solcher der hinteren Wurzeln; die sensiblen Fasern leiten also auch centrifugal; womit das doppelsinnige Leitungsvermögen bewiesen ist (du Bois-Reymond, vgl. p. 365).

Leitet man den Demarkationsstrom so ab, dass die Längsschnittselektrode einmal der Reizstelle r (Fig. 79) näher und einmal entfernter liegt (Ableitung lq und $l'q$), so ergiebt das Rheotom im ersteren Falle früheren Eintritt der Schwankung als im letzteren, und zwar ist wiederum die Zeitdifferenz etwa gleich der Leitungsdifferenz in der Strecke ll'; hieraus ergiebt sich mit grosser Wahrscheinlichkeit, dass die negative Schwankung von einer Veränderung an der Längsschnittsstelle des abgeleiteten Stromes herrührt, dass diese durch die Erregung negativer wird, und diese Negativität mit derselben Geschwindigkeit wie die Erregung über den Nerven abläuft (Bernstein).

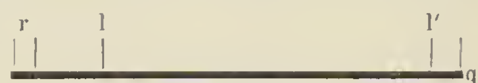


Fig. 79.

Leitet man von zwei Längsschnittspunkten ll' eines Nerven (Fig. 80) so ab, dass kein Ruhestrom vorhanden ist, so gelingt es mit gewöhnlichen Hülfsmitteln nicht, eine Erregungswirkung nachzuweisen. Verzögert man aber die Leitung durch Kälte, so dass die Phasen in l und l' mehr auseinander gezogen werden, und benutzt man ein Bündel mehrerer Nerven, so ist zwischen l und l' ein doppelsinniger Aktionsstrom nachweisbar, die erste Phase dem Erregungsablauf gleichläufig, die zweite gegenläufig (Hermann). Unterbindet man den Nerven zwischen l und l', so dass die Erregung nicht nach l' gelangt, so fällt die zweite Phase fort, und der Versuch reduzirt sich auf den obigen Fall des künstlichen Querschnitts; der Aktionsstrom rührt also davon her, dass erregte Stellen sich gegen unerregte der gleichen Faser negativ verhalten, so dass zuerst l negativ ist gegen l', und dann umgekehrt; und die negative Schwankung rührt nur daher, dass die Erregungswelle den künstlichen Querschnitt nicht erreicht, weil die negative Substanz desselben an der Erregung nicht Theil nimmt (Hermann). Die Erscheinungen sind mittels der p. 298 angegebenen Methode auch graphisch darstellbar (Boruttau).

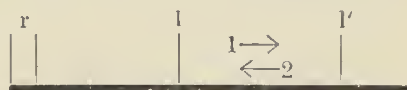


Fig. 80.

Im Tetanus zeigt sich zwischen l und l' kein Aktionsstrom, weil

die abwechselnden Negativitäten beider Stellen sich in ihrer Wirkung auf das Galvanometer aufheben. Kälte zieht nicht allein die Fortleitung, sondern auch den Ablauf der Erregung an der einzelnen Stelle (den phasischen Aktionsstrom) in die Länge (Hermann).

Der negativen Schwankung des Demarkationsstromes folgt häufig eine positive Nachschwankung, welche einer der Thätigkeit entgegengesetzten Veränderung des Nerven (vgl. auch p. 301 f.) zugeschrieben wird (Hering, Biedermann, Head).

c. Der Elektrotonus.

Wird eine Nervenstrecke von einem konstanten Strome durchflossen, und irgend eine andere Strecke des Nerven mit dem Galvanometer verbunden, so zeigt sich in letzterer ein dem durchgeleiteten (polarisirenden) Strome gleichgerichteter Strom, welcher sich, falls ein Demarkationsstrom in der abgeleiteten Strecke ist, zu diesem algebraisch summirt (du Bois-Reymond).

Diese als Elektrotonus bezeichneten Ströme sind um so stärker: 1. je stärker der polarisirende Strom, 2. je länger, bei gleicher Stromstärke, die durchflossene Strecke, 3. je näher der durchflossenen Strecke die abgeleitete liegt; 4. sie fehlen, wenn der polarisirende Strom quer durch den Nerven geleitet wird; 5. sie fehlen, wenn der Nerv zwischen durchflossener und abgeleiteter Strecke unterbunden oder sonstwie physiologisch unterbrochen ist; 6. sie fehlen am abgestorbenen Nerven; 7. sie sind auf der Seite der Anode stärker als auf der der Kathode, und nehmen auf ersterer allmählich zu, auf letzterer ab; 8. ihre Grösse kann die des Demarkationsstromes um das 25fache und mehr übertreffen (du Bois-Reymond). 9. Durch Kälte wird der Elektrotonus bis zum Verschwinden vermindert (Hermann & v. Gendre).

Reizt man einen Seitenast des Ischiadicus, so zucken die vom Stamme versorgten Muskeln, als wenn die Erregung auf dessen Fasern übergegangen wäre; diese „paradoxe Zuckung“ und der entsprechende „paradoxe Tetanus“ wurden anfangs vom Entstehen und Verschwinden des Elektrotonus hergeleitet, welcher sich durch den Stamm abgleichen muss (du Bois-Reymond). Die Erscheinung rührt aber von der negativen Schwankung des Demarkationsstroms am oberen Querschnitt her und tritt auch bei mechanischer Reizung auf (Steinach; vgl. p. 386).

Reizt man einen Nerven und schliesst in demselben Moment einen starken aufsteigenden Strom oberhalb der Reizstelle, so bleibt die Wirkung des Reizes aus; der Anelektrotonus ist also auch an entfernten Nervenstellen schon im Momente der Schliessung vorhanden (Grünhagen; Hermann mit v. Baranowski & Garré und mit Weiss). Auch Rheotomversuche am Galvanometer zeigen, dass der Elektro-

tonus im Momente der Stromschliessung überall beginnt und dann zunimmt (HERMANN & WEISS).

Bei Tetanisirung eines im Elektrotonus befindlichen Nerven zeigen die elektrotonischen Ströme eine negative Schwankung (BERNSTEIN); ausserdem zeigt der polarisirende Strom selbst eine positive Schwankung (GRÜNHAGEN, HERMANN), von welcher sich nachweisen lässt, dass sie nicht etwa auf Widerstandsabnahme im Nerven beruht. Die Untersuchung mit dem Rheotom ergiebt, dass der Aktionsstrom an jeder Nervenstelle einen Zuwachs erhält, welcher intrapolar dem polarisirenden Strome gleichsinnig, extrapolar ihm entgegengesetzt ist, dass aber ausserdem die Erregungswelle selbst auf dem Wege zur Anode anschwillt, auf dem Wege zur Kathode abnimmt und selbst erlöschen kann (HERMANN).

d. Leitungswiderstand und Polarisation des Nerven.

Der Nerv hat wie der Muskel in der Querrichtung grösseren Widerstand als in der Längsrichtung; das Verhältniss ist etwa 5 : 1; die Ungleichheit schwindet, abweichend vom Muskel, erst durch Siedehitze; der spez. Widerstand in der Längsrichtung ist etwa $2^1/_2$ Millionen mal so gross wie der des Quecksilbers. (HERMANN.)

Die Polarisirbarkeit des Nerven (PELTIER, DU BOIS-REYMOND) zeigt genau dieselben Erscheinungen, wie die des Muskels, auf welchen daher verwiesen wird (p. 303ff.), namentlich auch dieselben extrapolaren Nachströme (HERMANN) und nach kurzen starken Strömen einen dem polarisirenden Strome gleich gerichteten intrapolaren Nachstrom (DU BOIS-REYMOND), welcher von der anelektrotonischen Oeffnungserregung herrührt (HERMANN), wobei zu beachten ist, dass am Nerven bei starken Strömen fast die ganze intrapolare Strecke im Anelektrotonus ist (p. 368).

An Grösse, und namentlich an Geschwindigkeit des Entstehens und Vergehens, übertrifft die Polarisation des Nerven diejenige des Muskels bedeutend; sie lässt sich daher durch Wechselströme nicht eliminiren (HERMANN). Die Einflüsse der Temperatur u. s. w. sind wie beim Muskel.

In Wasser unter dem Deckglase longitudinal kräftig durchströmte Nerven zeigen an dem der Anode zugewandten Querschnitt einen mächtigen divergirenden Austritt des Markes aus den Fasern (HERMANN; vgl. p. 382).

e. Theorie der galvanischen Nervenphänomene.

Die Erscheinungen des Demarkations- und des Aktionsstroms erklären sich genau wie beim Muskel aus einem elektromotorischen Gegensatz zwischen unverändertem Faserinhalt einerseits

und absterbendem oder erregtem andrerseits, wobei letzterer negativ ist.

Die elektrotonischen Ströme sind Zweige des polarisirenden Stromes, welcher durch die eigenthümliche Polarisirbarkeit der Nervenfasern gezwungen ist, sich sehr weit längs des Nerven auszubreiten (Hermann).

Leitet man einem Metalldraht, welcher von einem feuchten Leiter umgeben ist, an einer Strecke mittels des letzteren einen Strom zu, so zeigt die Oberfläche des ganzen Leiters Ströme, welche dem Gesetz des Elektrotonus folgen; dieselben bleiben aus, wenn der Kerndraht aus amalgamirtem Zink und die Hülle aus Zinklösung besteht (Matteucci, Hermann). Der Grund hiervon liegt in der Polarisationskonstante zwischen Hülle und Kern; dieselbe stellt einen so grossen Widerstand dar, dass die übrigen, von den Längen der Stromfäden abhängigen Widerstände dagegen sehr klein sind, und deshalb der Eintritt des Stromes in den Kern sich auf lange Leiterstrecken fast gleichmässig ausbreitet. Dies ist, wie die Rechnung ergiebt (H. Weber), auch dann der Fall, wenn der Kern nicht besser leitet als die Hülle. Dass nun die Nervenfasern aus zwei koncentrischen Substanzen bestehen, zwischen denen eine Polarisation stattfindet, darauf deutet der grosse Querwiderstand des Nerven im Vergleich zum Längswiderstand. Im polarisirten Nerven sind also die Faserkerne an ihrer Oberfläche polarisirt, und zwar in der anelektrotonischen Strecke positiv, in der katelektrotonischen negativ, am stärksten an den Elektroden selbst. Auch erklärt sich aus der Superposition beider Polarisationen der begünstigende Einfluss längerer intrapolarer Strecken auf den Elektrotonus. Die Ausbreitung des Stromes kann, wie sich auch am Drahtmodell zeigen lässt, nur soweit gehen, als die Kontinuität sowohl der Kern- als der Hüllensubstanz reicht; da die Unterbindung die Substanzen in indifferente Leiter verwandelt, muss sie die Ausbreitung unterbrechen. Auf zahlreiche andere Folgerungen aus dieser Theorie, welche sämmtlich den Thatsachen entsprechen, kann hier nicht eingegangen werden. Ueber die Erklärung der Nachströme s. p. 304f.

Der Demarkationsstrom des Nerven muss sich längs der Fasern elektrotonisch ausbreiten (Hermann). Hierdurch erklären sich die „schwachen Längsschnittsströme" und die vom Katelektrotonus herrührende grössere Erregbarkeit am Querschnitt (p. 382).

Auch der Muskel besitzt elektrotonische Ströme, welche jedoch viel schwächer sind als die des Nerven (Hermann), höchst wahrscheinlich weil erstens die Polarisirbarkeit des ersteren geringer ist (p. 389), zweitens die interstitielle Substanz im Muskel im Vergleich zur Faserdicke relativ viel weniger mächtig ist als im Nerven.

Die Wirkungen der Erregung auf den Elektrotonus lassen sich erklären, wenn man annimmt, dass die Polarisationskonstanten des Nerven durch die Erregung herabgesetzt werden; dies muss den polarisirenden Strom selbst verstärken, seine extrapolare Ausbreitung aber vermindern (Hermann). Ueber die Veränderungen der Erregungswelle selbst s. unten sub V.

2. Chemische Erscheinungen am Nerven.

Die chemische Zusammensetzung der Nervensubstanz ist wenig bekannt, und wird meist nur aus der Zusammensetzung des Gehirns ent-

nommen, da die dünnen Nerven kein genügendes Material liefern; es muss daher auf die Lehre vom Gehirn verwiesen werden. Die Reaktion des Nerven ist in der Ruhe neutral, und soll wie beim Muskel durch Anstrengung und Absterben sauer werden (Funke), was aber von manchen Autoren bestritten wird. Sonstige Umsetzungen bei der Nerventhätigkeit sind nicht in brauchbarer Weise nachgewiesen. Der Stoffverbrauch des Nerven kann, bei seiner Gefässarmuth und dem Mangel nachweisbarer Ermüdung und Wärmebildung, nur sehr gering sein. Es wäre aber denkbar, dass bei der Erregung trotzdem Zersetzungen stattfinden, welchen aber eine sofortige Regeneration folgt, so dass kein definitiver Verbrauch eintritt. Diejenigen Bestandtheile des Nerven, welche für seine Funktion ins Spiel treten, sind wahrscheinlich, noch mehr als die des Muskels, so ungemein unbeständig, dass an eine Darstellung schwerlich zu denken ist.

V. Zur Theorie der Nervenfunktion.

Die älteren Theorien, welche die Nerventhätigkeit durch Bewegungen eines Fluidums u. dgl. zu erklären versuchten, können gänzlich übergangen werden. Die Idee, dass die Nerventhätigkeit auf Elektrizität beruhe (Hausen 1743), konnte, selbst als der elektrische Telegraph erfunden war, und die in manchen Punkten glückliche Vergleichung des Nervensystems mit einem Telegraphensystem sehr allgemein wurde, zu keiner brauchbaren Theorie entwickelt werden. Gegen jede tiefere Analogie mit dem Telegraphen spricht die Abwesenheit geschlossener Stromkreise, stromgebender batterieartiger Apparate, das Fehlen jeder galvanischen Isolation der Nervenfasern, die Wirkung der Unterbindung, und vor allem die Langsamkeit der nervösen Leitung. Nach Entdeckung des Nervenstroms (du Bois-Reymond 1843) waren neue Handhaben für elektrische Theorien gegeben; besonders wurde eine Zeit lang vermuthet, dass regelmässig angeordnete elektromotorische Moleküle im Nerven, welche man zur Erklärung des Nervenstroms annahm, zugleich durch elektrodynamische Aufeinanderwirkung die Leitung besorgen; jedoch ist weder eine solche Theorie näher entwickelt worden, noch hat sich die Annahme solcher Moleküle überhaupt als nothwendig oder zulässig herausgestellt.

Die Nervenleitung wird fast allgemein jetzt so aufgefasst, dass jeder Faserabschnitt durch den angrenzenden Abschnitt grade so wie durch einen äusseren Reiz erregt wird, also als eine Fortpflanzung der Erregung von Theilchen zu Theilchen. Gegen diese einfache Anschau-

ung wird angeführt, dass eine Nervenstrecke leiten kann, ohne durch äussere Reize mechanisch oder chemisch erregbar zu sein (Schiff u. A.); indessen ist dies durch die sehr wahrscheinliche Annahme erklärbar, dass die Erregung durch den Reiz des Nachbartheilchens günstigere Bedingungen findet als die durch äussere Reizmittel, welche letztere ja im physiologischen Leben gar nicht vorkommt. Da ferner erregbarere (z. B. erwärmte) Nervenstrecken die durchgehende Erregung vergrössern (Grützner u. A.), so muss Leitung auf Erregung beruhen.

Worin nun aber diejenige Veränderung, welche man Erregung nennt, besteht, und wodurch sie dem Nachbartheilchen sich mittheilt, ist unbekannt. Sicher weiss man nur, dass jene Veränderung mit einer Negativität der erregten Stelle innig verbunden ist, Da nun der elektrische Strom zugleich das wirksamste Reizmittel für den Nerven ist, und ausserdem die Erregbarkeit mächtig beeinflusst, ist es allerdings höchst wahrscheinlich, dass galvanische Vorgänge bei der Erregungsleitung die Hauptrolle spielen. Ganz besonders spricht hierfür auch die Erkenntniss der neuesten Zeit, dass in den Centralorganen und in der Netzhaut die Erregung nicht an die Kontinuität gebunden ist, sondern zwischen benachbarten Gebilden übergeht.

Die Erregungsleitung wird vermuthlich durch den Umstand vermittelt, dass der Aktionsstrom an einer erregten Nervenstelle so verläuft, dass er die erregte Stelle selbst in Anelektrotonus, ihre nächste Nachbarschaft aber in Katelektrotonus versetzt (Hermann). Fig. 81 verdeutlicht dies: KK sei der Kern, $HHHH$ die Hülle einer Nervenfaser und $pqrs$ ein erregter Theil des Kerns, so erzeugen die beiden elektromotorischen Flächen ps und qr des Aktionsstroms die gezeichneten Strömchen, welche wegen des geringen Widerstandes bei den mikroskopischen Dimensionen als äusserst kräftig anzusehen sind; dieselben bilden für den Kern bei c, c Kathoden, bei a, a Anoden, wirken folglich auf die erregte Stelle beruhigend, auf die Nachbarschaft erregend.

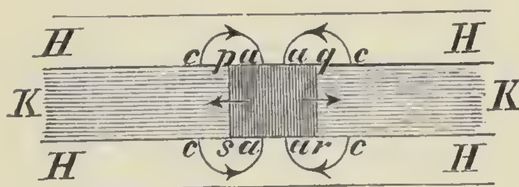


Fig. 81.

Diese Theorie lässt sich in streng mathematischer Form durchführen und gilt für jeden polarisirbaren und zugleich erregbaren oder der Selbstinduktion fähigen Kernleiter (Hermann). Die an künstlichen Kernleitern beobachteten Wellenerscheinungen (Hermann & Samways, Boruttau) sind vielleicht aus Selbstinduktion zu erklären.

Das elektrotonische Gesetz lässt sich so ausdrücken, dass positive Polarisation einer Nervenstelle ihre Erregbarkeit und Leitungs-

fähigkeit herabsetzt, negative sie erhöht. Der Indifferenzpunkt ist der neutrale Grenzpunkt zwischen positiver und negativer Polarisation. Aus dem p. 389 erörterten Gesetz, dass die Erregungswelle zunimmt, wenn sie zu positiveren, und abnimmt, wenn sie zu negativeren Stellen übergeht, lässt sich übrigens der Einfluss des Elektrotonus auf die Nervenerfolge ohne Annahme von Erregbarkeitsveränderungen vollständig erklären (Hermann), worauf indess hier nicht eingegangen werden kann.

Wenn die Oeffnungserregung vom Schwinden der positiven Polarisation herrührt, so muss sie, da dasselbe durch den polarisatorischen Nachstrom selber wesentlich geschieht, durch das Zustandekommen des letzteren begünstigt werden. In der That erhält man bei der Rheochordanordnung Fig. 75 (p. 370) leichter Oeffnungszuckung, wenn der Schlüssel s im Hauptkreise aKb, als wenn er im Nervenzweige aNb sich befindet (Hermann, Grützner); im letzteren Falle fände der Polarisationsstrom nach der Oeffnung keine äussere Schliessung, sondern nur die innere durch die Hüllensubstanz. Manche schreiben sogar dem Oeffnungsgegenstrom, dessen Kathode offenbar die Anode des polarisirenden Stromes ist, die Oeffnungserregung selbst zu, und betrachten sie als eine Schliessungswirkung dieses Gegenstromes (Tigerstedt, Grützner). Allein es lässt sich durch die p. 304 und 389 angeführten Erscheinungen direkt zeigen, dass die Oeffnungserregung den Gegenstrom lange überdauert und durch ihre eigene Wirkung überkompensirt (Hermann); sie rührt also direkt vom Schwinden der positiven Polarisation her, welches durch den Gegenstrom begünstigt, aber nicht bedingt wird. In den Fällen von Oeffnungstetanus ist die dauernde Erregung der anatomischen Strecke durch lange Dauer des Aktionsstroms direkt nachweisbar (Hermann). Dass frequente Reize nicht tetanisiren, besonders in der Kälte (p. 273), könnte daher rühren (Sewall), dass das Schwinden und Entstehen der Polarisation um so mehr Zeit braucht, je niedriger die Temperatur (p. 303, 389).

Ob die im Nerven wie im Muskel anzunehmende restitutive Synthese etwa eine selbstständige Positivität der Substanz hervorbringt, ist eine noch offene Frage. Im Sinne einer solchen wird die positive Nachschwankung (p. 388) aufgefasst. Ferner ist die Positivität der der Anode näheren gegen entferntere Punkte, welche sich im Elektrotonus zeigt, möglicherweise zum Theil diesem Zustande zuzuschreiben (Hermann 1867, Biedermann). Es würde dann neben dem physikalischen (Stromausbreitungs-) auch ein physiologischer Elektrotonus existiren; letzterer soll durch Aetherdämpfe beseitigt werden (Biedermann; bestritten von Boruttau).

Neuerdings wird die restitutive Synthese („Assimilation", vgl. p. 312) in den sensiblen Nerven als Quelle besonderer Empfindungsqualitäten angesehen, welche den mit der Spaltung („Dissimilation") verbundenen entgegengesetzt sein sollen (Hering). Näheres s. bei Temperatursinn, Geschmack, Farbensinn im 12. Kapitel. Diese Annahme muss aber auch eine Fortleitung assimilatorischer Veränderung präsumiren.

VI. Die verschiedenen Arten von Nervenfasern.

Ob den anatomischen Verschiedenheiten der Nervenfasern (doppeltkontourirte oder markhaltige; einfachkontourirte oder marklose; nackte Axencylinder) Verschiedenheiten der Funktion entsprechen, ist

bisher nicht bekannt. Die grauen sympathischen, meist aus marklosen Fasern bestehenden Nerven sind reizbar und leitend gerade wie die übrigen; die Leitungsgeschwindigkeit ist hier vielleicht geringer.

Nach der Lage des Erfolgsorgans und nach dem Erfolge theilt man die Nervenfasern in centrifugale, centripetale und intercentrale ein, wobei jedoch die eigentliche Funktion, und wahrscheinlich auch alle anderen Eigenschaften der Faser selbst wahrscheinlich stets die gleichen bleiben. Thatsachen, welche vielleicht auf Verschiedenheiten motorischer und sensibler Fasern deuten, sind p. 373, 380 und 384 erwähnt.

Centrifugale Fasern.

Von centrifugalen Fasern sind mit Sicherheit bisher nur motorische und sekretorische bekannt. Eine zweifelhafte und streitige Gattung bilden die trophischen Fasern; man hat solche annehmen zu müssen geglaubt, um gewisse Ernährungsstörungen, welche nach Nervenläsionen auftreten, zu erklären. Die Entzündung und Vereiterung des Augapfels, welche nach Durchschneidung des Trigeminus eintritt, ist indess nur dem Wegfall der Sensibilität zuzuschreiben, denn das Auge bleibt beim Kaninchen gesund, wenn man es durch Schutzbrillen oder Vornähung des empfindenden (weil von Cervikalnerven versorgten) Ohres vor Verletzung schützt (Snellen).

Die vorstehende Erklärung der neuroparalytischen Augenentzündung hat man später wieder umzustossen versucht, weil nach Lähmung des Facialis, trotzdem das Thier jetzt sein Auge nicht mehr durch Lidschluss schliessen kann, keine Entzündung eintritt (Saumel), und weil nach partieller Durchschneidung des Trigeminusstammes, sobald die innersten Fasern intakt sind, trotz vollkommener Empfindungslähmung und ohne dass man das Auge künstlich schützt, keine Entzündung eintreten soll, während umgekehrt das Auge sich sehr leicht entzünde (wenn es nicht geschützt wird), sobald nur die innersten Fasern verletzt, die übrigen erhalten, das Auge also sensibel geblieben ist (Meissner, Schiff). Doch ist letzteres bestritten und ersteres beweist nicht viel, da das Thier sein Auge auch ohne Lidschluss vor vielen Insulten schützen kann. Gegen besondere trophische Nerven spricht auch, dass das Auge nach Trigeminus-Durchschneidung auf Entzündungsreize genau wie ein normales reagirt (Cohnheim & Senftleben).

Die Mundgeschwüre, welche nach derselben Operation auftreten, rühren von Eindrücken der Zähne in die Schleimhaut her, weil der Unterkiefer wegen der einseitigen Kaumuskellähmung sich schief stellt (Rollett).

Die Atrophie gelähmter Glieder erklärt sich aus der paralytischen Atrophie der Muskeln (p. 289), welche der Trennung der gewöhnlichen motorischen Fasern zuzuschreiben ist. Dass auch Haut, Haare und andere Theile Veränderungen erleiden, würde erst dann zur Annahme

besonderer, die Ernährung beherrschender Nerven nöthigen, wenn der Einfluss der aufgehobenen Gefässinnervation und Sensibilität sicher eliminirt wäre. Dasselbe gilt, wenn man zur Erklärung von Hauterkrankungen, welche der Nervenausbreitung folgen, z. B. des Zoster, trophische Nerven annehmen will.

Centripetale Fasern.

Die centripetalen Nerven werden als sensible oder sensuelle und als reflektorische bezeichnet, je nachdem man als ihre Hauptfunktion die Erregung von Empfindungen oder von Reflexen betrachtet; wahrscheinlich sind beide Funktionen stets vereinigt (vgl. Kap. XI.).

Intercentrale Fasern.

Als intercentrale Fasern hat vorliegendes Werk zuerst solche Fasern bezeichnet, welche zwischen zwei centralen Gebilden verlaufen. Sie bilden die Hauptmasse der Fasern in den Centralorganen (s. d.). Als intercentrale Fasern von peripherischem Verlauf müssen auch die regulatorischen Nerven, z. B. des Herzens, bezeichnet werden. Es giebt übrigens keine direkten Faserverbindungen zwischen zwei Nervenzellen, sondern die Endausläufer beider Zellen stehen nur unter einander in innigem Kontakt (vgl. p. 392 und Kap. XI.).

Nervenstämme.

Die Nervenstämme enthalten meist Fasern verschiedener Gattung (gemischte Nerven), welche erst in der Nähe ihres Verbreitungsbezirks in rein motorische, rein sensible u. s. w. Aeste sich spalten. Nur bei den kurzen Hirnnerven führen die Nerven grösstentheils von Ursprung ab nur Fasern Einer Art (rein motorische, rein sensuelle Nerven).

Die Physiologie hat für jede Nervenfaser ihre spezielle Funktion festzustellen, oder mit anderen Worten ihr Erregungs- und ihr Erfolgsorgan zu ermitteln. Diese Aufgabe könnte rein anatomisch durch Präparation oder durch das Hilfsmittel der Degeneration (p. 384) gelöst werden. Meist ist es einfacher, durch Reizung oder durch den Funktionsausfall nach der Durchschneidung die Frage zu lösen. Die Ermittelungen dieses Gebietes (die sog. spezielle Nervenphysiologie) werden zweckmässiger im Zusammenhang mit den Central- und Sinnesorganen dargestellt.

Anhang zum 10. Kapitel.

Die elektrischen Fische.

Eine Anzahl Fische, nämlich hauptsächlich: von Flussfischen der Zitteraal (Gymnotus electricus) und Zitterwels (Malapterurus elec-

tricus), von Seefischen der Zitterrochen (Torpedo marmorata und ocellata), schwächer auch gewöhnliche Rochen (Raja clavata, Mormyrus etc.) haben die merkwürdige Eigenschaft, willkürlich und reflektorisch elektrische Schläge durch das Wasser zu senden, welche kräftig genug sind, um als Angriffs- und Vertheidigungswaffe zu dienen. Der Ausgangspunkt dieser Schläge ist das elektrische Organ, eine säulenartig geschichtete Folge plattgedrückter Fächer, deren jedes eine sogenannte elektrische Platte enthält, in welcher ein Zweig des elektrischen Nerven endet. Die Axe der Säulen ist bei Gymnotus und Malapterurus der Körperaxe parallel, bei Torpedo senkrecht zu derselben und zur Fläche des platten Thieres. Die elektrischen Platten liegen also bei Gymnotus und Malapterurus vertikal, und senkrecht zur Thieraxe, bei Torpedo horizontal und parallel zur Körperfläche. Bei Malapterurus bilden die elektrischen Fächer keine Säulen, sondern greifen wie die Ziegel eines Baues in einander. Die elektrischen Nerven sind bei Gymnotus zahlreiche Spinalnerven, bei Torpedo jederseits ein Trigeminus- und 3 Vagusäste, bei Malapterurus jederseits eine einzige kolossale Nervenfaser spinalen Ursprungs, welche sich vielfach verzweigt.

Der Schlag ist als elektrischer durch elektromagnetische, elektrolytische, induzirende Wirkungen, Funken und Glühlampen festgestellt (Walsh, Faraday, du Bois-Reymond u. A.), und hat vor Allem starke erregende Wirkung auf thierische Theile. Seine Richtung ist im Fische selbst der Axe des Organs entsprechend: beim Gymnotus tritt der positive Strom am Kopfe, bei Malapterurus am Schwanze, bei Torpedo an der Rückenfläche aus. Diese Richtungen folgen der Regel (Pacini, 1852), dass beim Schlage jede Platte eine zu ihrer Ebene senkrechte elektromotorische Kraft gewinnt, welche von derjenigen Fläche, an welcher die Nervenfaser eintritt, durch die Platte zur anderen Fläche gerichtet ist (bei Malapterurus ist die wahre Eintrittsfläche der scheinbaren gegenüber, da jede Nervenfaser ihre Platte erst durchbohrt, ähnlich wie der Opticus die Retina; sollte diese Beobachtung [M. Schultze] irrthümlich sein, wie mehrfach behauptet wird, so wäre die obige Regel nicht allgemein gültig). Diese Kräfte summiren sich kettenartig, so dass die Schlagkraft von der Anzahl der Platten in der Säule, also von der Länge der Säulen abhängt (daher beim Gymnotus am grössten). Die Zahl der Säulen verstärkt den Schlag durch Verminderung des Widerstandes, wie bei neben einander geschalteten Elementen. Die Kraft des Schlages beträgt bei Torpedo bis 31 Volt, d. h. für die einzelne Platte bis 0,08 Volt (Schön-

lein), bei Malapterurus über 100 Volt für 10 cm Organstrecke (Gotch & Burch).

Der Schlag kann ausser durch Willen und Reflex auch durch Reizung des elektrischen Nerven (dessen Durchschneidung ihn aufhebt) oder des Organs selbst hervorgerufen werden, verhält sich also analog der Muskelkontraktion. Untersuchung mit dem Kapillarelektrometer oder dem Telephon zeigt, dass der natürliche Schlag nicht einen einfachen, sondern einen oscillirenden Strom darstellt (Marey u. A.); künstliche Einzelreize bewirken jedoch eine einfache Entladung von 0,006 Sek. Dauer (Schönlein). Das Organ ermüdet leicht.

Beide Organe von Torpedo schlagen stets gleichzeitig (d'Arsonval, Schönlein). Das Intervall der intermittirenden Entladungen beträgt $^1/_{250}$—$^1/_{100}$ sek., in der Kälte mehr, die Dauer $^1/_{500}$—$^1/_{200}$ sek., die Dauer einer Gruppe $^1/_{20}$—$^1/_{10}$ sek. und mehr.

Ruheströme des elektrischen Organs sind anscheinend normal nicht vorhanden. Ströme, welche senkrecht zu den Platten durch das elektrische Organ geleitet werden, hinterlassen einen zuerst negativen Nachstrom, welchem, wenn der Strom der Schlagrichtung gleichsinnig („homodrom") ist, ein positiver Nachstrom folgt (du Bois-Reymond). Offenbar rührt wie bei den Nerven ersterer von einer Polarisation der Plattenflächen her; letzterer beruht vermuthlich auf der Oeffnungserregung, welche vielleicht bei der heterodromen Stromrichtung fehlt. Gegen heterodrome Ströme ist der Widerstand des Organs scheinbar grösser als gegen homodrome (du Bois-Reymond), doch rührt dies nur von der Einmischung der Erregung her (Gotch).

Die Reaktion des elektrischen Organs ist im Leben alkalisch, nach dem Absterben sauer, endlich durch Fäulniss wieder alkalisch (Boll, Weyl u. A.); die Säurebildung beim Absterben wird bestritten (Marcuse).

Der elektrische Schlag ist offenbar eine Art Aktionsstrom der zu dieser Wirkung möglichst günstig angeordneten Nervensubstanz. Betrachtet man die Platte als eine enorm verbreiterte Endigung der Nervenfaser, so wäre der Schlag, die Richtigkeit der Pacini'schen Regel vorausgesetzt, erklärlich, wenn die Platte an ihrer Sohle eine Substanz hätte, auf welche die Erregungswelle nicht oder nur unvollkommen übergeht, welche aber doch noch zur Kontinuität der irritablen Substanz gehört (möglicherweise nimmt die Welle beim Ablauf durch die Plattendicke wegen der raschen Zunahme des Querschnitts rapide ab). Die Sohle würde hiernach im Augenblick der Erregung positiv gegen die Eintrittsseite, etwa wie das Faserende ermüdeter Muskeln gegen die Nerveneintrittsgegend (atterminaler Aktionsstrom, p. 301). Die gleichzeitige Erregung aller Platten und die kettenartige Anordnung derselben erklärt die Kraft des Schlages.

Da die elektrischen Organe bei den verschiedenen elektrischen Fischen ganz

verschiedene Körperregionen einnehmen, und auch sehr verschieden innervirt werden (vgl. oben), so muss angenommen werden, dass sie sich aus einer allgemein verbreiteten Strukturformation entwickelt haben. Am nächsten liegt die Annahme, dass dies der Muskel sei, wofür auch positive anatomische Thatsachen vorliegen (Babuchin, Fritsch). In der That könnte man sich vielleicht auch physiologisch das Organ wie einen Muskel vorstellen, von welchem nur die Nerven und deren Endplatten, säulenartig angeordnet, übrig geblieben sind, und die kontraktile Substanz bis auf eine Sohlenschicht an jeder Platte (welche die Erregungswelle vermindert aufnimmt) geschwunden ist.

Da der Körper des Fisches den Schlag ebenfalls und in grösster Dichte erhält, der Fisch aber beim Schlag nicht einmal zuckt, so muss eine Immunität dieser Thiere gegen erregende Stromesschwankungen angenommen werden, welche sich auch beim Durchleiten von Induktionsströmen durch das Wasser bestätigt (du Bois-Reymond). Das Wesen dieser Immunität ist aber noch völlig unaufgeklärt.

Elftes Kapitel.

Die nervösen Centralorgane mit Einschluss der speziellen Nervenphysiologie.

Geschichtliches. Schon früher (p. 141) ist erwähnt, dass die Bedeutung des Gehirns als nervöses Centralorgan und Sitz der seelischen Funktionen im Alterthum keineswegs allgemein bekannt war, obwohl Einzelne, wie Alcmaeon (im 6. Jahrh. v. Chr.) und Plato, diese Lehre aussprachen, und der Alexandriner Herophilus sie durch die Beziehung des Gehirns zu den Nerven begründete. Versuche mit Exstirpation des Grosshirns, und somit die Beweisführung für dessen seelische Bedeutung, wurden erst in den zwanziger Jahren unseres Jahrhunders von Desmoulins, Calmeil, Bouillaud und später namentlich von Flourens ausgeführt, nachdem schon die vergleichend anatomische Betrachtung, besonders durch Blumenbach, Rudolphi und Carus, zu demselben Resultate geführt hatte.

Hinsichtlich des spezielleren Sitzes der Funktionen hatte die Physiologie bis in dies Jahrhundert hinein fast nur Irrlehren zu überwinden, namentlich die Gall'sche Schädellehre (1796). Die ersten positiven Thatsachen für eine Lokalisationslehre erbrachte die pathologische Beobachtung der Aphasie durch Bouillaud (1825), Dax Vater (1836) und Sohn (1864) und Broca (1861). Die Grundthatsachen für die experimentelle Ermittelung lieferten Fritsch & Hitzig 1870 durch Reizversuche, denen sich eine grosse Anzahl von Exstirpationsversuchen und pathologischen Beobachtungen anschlossen. Für die Physiologie der Seelenorgane waren ferner von Bedeutung die Zeitmessungen von Helmholtz (1854), Donders (1866) u. A., und die psychophysischen Ermittelungen von Fechner (1859).

Die spezielle Physiologie der Hirnnerven und ihrer Ursprungsgebiete, sowie des Mittel- und Kleinhirns basirt auf zahllosen experimentellen Arbeiten, deren Urheber hier nicht einzeln aufgeführt werden können. In diesem Jahrhundert sind

besonders Magendie, Longet, Flourens, Schiff und Bernard als Bearbeiter dieses Gebietes zu nennen. Die Wichtigkeit der Centra des Kopfmarks erschloss sich durch die Untersuchungen über das Athmungscentrum von Lorry (1760), Legallois (1812) und namentlich Flourens (1824). Das Herzhemmungscentrum ergab sich aus Weber's und Budge's Entdeckung der Vagushemmung (p. 96). Die medullären Krämpfe und deren Zusammenhang mit Kreislauf und Athmung enthüllte die folgenreiche Arbeit von Kussmaul & Tenner (1857), das medulläre Gefässcentrum besonders die Untersuchung von Ludwig & Thiry (1864). Ein nicht geringer Theil der physiologischen Anschauungen über die Hirnfunktionen basirt auf den anatomischen Studien über den Hirnbau, besonders durch Stilling und Meynert.

Das Rückenmark wurde sehr lange Zeit als ein blosser Nervenstamm für Rumpf und Extremitäten aufgefasst. Eine richtigere Anschauung wurde durch das Studium der Reflexbewegungen angebahnt. Descartes († 1650), Swammerdam, Willis und andere Forscher des 17. Jahrhunderts hoben die unbewussten Reaktionen als eine wesentliche Einrichtung des Organismus hervor. Jedoch schrieb man dieselben meistens dem Gehirn zu. Die von Redi und Boyle beobachteten Reflexe enthaupteter Thiere wurden meist von Nervenanastomosen hergeleitet, besonders durch Vieussens, bis Hales und Whytt nachwiesen, dass dieselben durch Zerstörung des Rückenmarks beseitigt werden. Erst in unserem Jahrhundert aber wurde der Reflex, besonders durch Marshall Hall's, Grainger's, Volkmann's u. A. Arbeiten als eine wesentliche Funktion aller Centralorgane erkannt. Grainger verlegte ihn zuerst 1837 in die graue Substanz. Die falsche Theorie Marshall Hall's von dem excito-motorischen Nervensystem wurde namentlich durch R. Wagner's Schema des Reflexorganes (1846) verdrängt, welches sich in einem wesentlichen Theile bis heute erhalten hat. Weitere wesentliche Fortschritte in der Reflexlehre führten herbei: Helmholtz 1853 durch die Messung der Reflexzeit, Pflüger 1854 durch Aufstellung der Reflexgesetze, Setschenow 1863 durch die Uebertragung der Weber'schen Lehre von den Hemmungsnerven auf die Reflexbeherrschung durch das Gehirn. Allgemeiner wurde die funktionelle Selbstständigkeit des Rückenmarks durch Legallois (1812) hervorgehoben, dessen Richtung in neuester Zeit namentlich von Goltz weiter entwickelt worden ist; von Bedeutung war besonders auch der Nachweis bestimmter funktioneller Spinalcentra durch Budge (1853). Das Verständniss der Leitungsfunktion des Rückenmarks wurde mächtig gefördert durch das von Charles Bell 1811 zuerst aufgestellte, besonders durch Magendie (1822) und J. Müller (1831) bestätigte Gesetz der Nervenursprünge, welches durch die Deiters'sche Entdeckung des Axencylinderursprungs in den Ganglienzellen (1865) und neuerdings durch die nach einer neuen Untersuchungsmethode (Golgi) von Kölliker, y Cajal u. A. gewonnenen anatomischen Ergebnisse eine wichtige Ergänzung fand. Die Lage der cerebralen Leitungsbahnen in den Seitensträngen wurde durch Ludwig und seine Schüler, namentlich aber von Türck und Flechsig, festgestellt. Von Wichtigkeit sind ferner die Arbeiten van Deen's und Schiff's über die direkte Rückenmarkreizung, sowie die Durchschneidungsversuche von Schiff, Brown-Séquard u. A.

Das Wenige, was über das sympathische Nervensystem bekannt ist, basirt, nachdem die älteren Ansichten über die centralen Funktionen der sympathischen Ganglien grösstentheils als irrthümlich erkannt sind, hauptsächlich auf der Arbeit von Bidder & Volkmann (1842), welche die selbstständige Funktion der vom Sympathicus versorgten Organe nachwies, und auf den Arbeiten von Pourfour du Petit, Ber-

nard u. A. über die Funktionen des Halssympathicus, sowie auf der schon erwähnten Zurückführung der betreffenden Fasern auf spinalen Ursprung durch Budge.

I. Das Rückenmark und seine Nerven.

1. Der Bau des Rückenmarks in physiologischer Hinsicht.

In der Physiologie der nervösen Centralorgane sind die Resultate der gewöhnlichen experimentellen Methoden, Durchschneidung und Reizung, wegen ihrer im Vergleich zur Feinheit des Baues groben Eingriffe, zur Erlangung sicherer Resultate oft nicht ausreichend, und werden jedenfalls durch die rein anatomische Untersuchung in sehr wesentlichen Punkten ergänzt. Andererseits beruht auch die anatomische Untersuchung zum Theil auf dem Gebrauch physiologischer Methoden. So kommt es, dass in diesem Gebiete die Hineinziehung des Anatomischen in die physiologische Darstellung unentbehrlicher ist als auf anderen; jedoch wird sie sich hier auf das physiologisch Verwerthbare zu beschränken haben.

Ausser den gewöhnlichen anatomischen Methoden (Zerfaserung, Untersuchung von Schnittserien verschiedener Richtungen) und der vergleichenden Anatomie sind im Gebiete der Centralorgane besonders von Erfolg gewesen: 1. die Beobachtung der Degenerationen nach Durchschneidungen und pathologischen Zerstörungen (Türck, vgl. p. 384); 2. die Beobachtung der embryonalen Ausbildung der verschiedenen Fasersysteme, welche namentlich hinsichtlich der Entwicklung der Markscheiden zu verschiedenen Zeiten erfolgt (Flechsig); 3. die Beobachtung der Entwicklungshemmung centraler Theile nach frühzeitigen Exstirpationen einzelner Nervengebiete (Gudden).

Das Rückenmark besteht aus grauer und weisser Substanz.

1. Die graue Substanz bildet den um den engen Centralkanal angeordneten Kern des Organs, welcher auf dem Querschnitt (Fig. 82) eine H-förmige Figur bildet. Die Brücke dieses H ist die den Centralkanal einschliessende graue Kommissur, die Seitentheile bestehen aus je einem Vorder- und Hinterhorn, das erstere kürzer und dicker, als das letztere; das Vorderhorn zeigt, besonders im Dorsaltheil, noch einen lateralen Vorsprung etwa in der Frontalebene des Centralkanals, das sog. Seitenhorn. Die Mächtigkeit der grauen Substanz bleibt im Verlauf des Marks im Allgemeinen dieselbe, ist aber in der Cervikal- und Lumbalanschwellung vergrössert. In Fig. 82 gehört Querschnitt *A* der Cervikalanschwellung, *B* der Mitte des Brustmarks, *C* der Lumbalanschwellung an. Man kann also sagen, dass die graue Substanz etwa der Mächtigkeit der dem Niveau zugehörigen Nervenursprünge entspricht.

Abgesehen von der vielleicht nicht nervösen Substantia gelatinosa,

welche den Centralkanal umgiebt (Subst. gelat. centralis *S. g. c.*, Fig. 83) und die Spitze des Hinterhorns kappenförmig umhüllt (Subst. gelat. Rolandi, *S. g. R.*), besteht die graue Substanz aus Ganglienzellen, sowie aus einem Filz markhaltiger und markloser Fasern und feinster Fibrillen.

2. Die weisse Substanz besteht aus longitudinalen markhaltigen Nervenfasern von sehr verschiedenem Kaliber und wird durch die Wurzeln der Spinalnerven in verschiedene Stränge getheilt.

a. Die vorderen Spinalwurzeln (*a* Fig. 82, *V. W.* Fig. 83) treten in ziemlich weit getrennten Faserbündeln durch die weisse Substanz hindurch in die grossen Vorderhörner ein. Ein Theil geht durch die vordere Kommissur auf die andere Seite über, um in den vorderen Ganglienzellen der anderen Seite zu endigen (s. unten).

b. Die hinteren Spinalwurzeln (*p* Fig. 82, *H. W.* Fig. 83) treten als kompaktes Bündel ein, und begeben sich mit einem grösseren medialen Theil in die weissen Hinterstränge, mit einem kleineren lateralen Theil in das graue Hinterhorn.

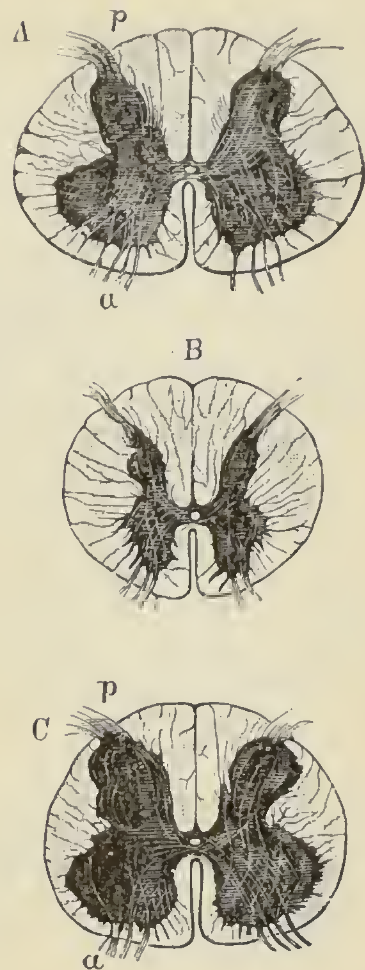


Fig. 82.
Querschnitte des Rückenmarks, 2 mal vergrössert, nach Schwalbe. Bauchseite nach unten.

c. Die Vorder- und Seitenstränge, d. h. der aus longitudinalen Fasern bestehende Theil der weissen Substanz von der Fissura longitudinalis anterior bis zu den hinteren Wurzeln. Durch die sehr zerplitterten vorderen Wurzeln geschieht eine unvollkommene Abgrenzung in einen Vorder- und einen Seitenstrang (*V. Str.* und *S. Str.* Fig. 83). Durch die degenerative und die myelogenetische Methode (p. 400) lassen sich folgende Abtheilungen unterscheiden: 1) die Pyramiden-Seitenstrangbahn (*P. S.* Fig. 84), im hinteren Theil des Seitenstrangs, von oben nach unten an Kaliber abnehmend; die direkte Fortsetzung der gekreuzten Pyramidenfasern. 2) die Pyramiden-Vorderstrangbahn (*P. V.* Fig. 84), von individuell sehr wechselndem Kaliber, bei Thieren oft fehlend, zu beiden Seiten der Fissura longit. ant., meist nur bis zur Mitte des Dorsalmarks reichend; die Fortsetzung ungekreuzter Pyramidenfasern, welche sich wahrscheinlich an ihrem unteren Ende in der vorderen Kommissur nachträglich kreuzen, so dass die individuelle Variation nur eine Variation des Kreuzungsortes bedeutet. 3) die Kleinhirn-Seitenstrangbahn (*K. S.*) bildet hauptsäch-

lich eine lateral von der Pyramiden-Seitenstrangbahn an der Oberfläche des Seitenstranges verlaufende Lage, welche nach unten zu an Kaliber abnimmt und bis zur Mitte des Lendenmarks reicht. Die Abnahme ist am stärksten,

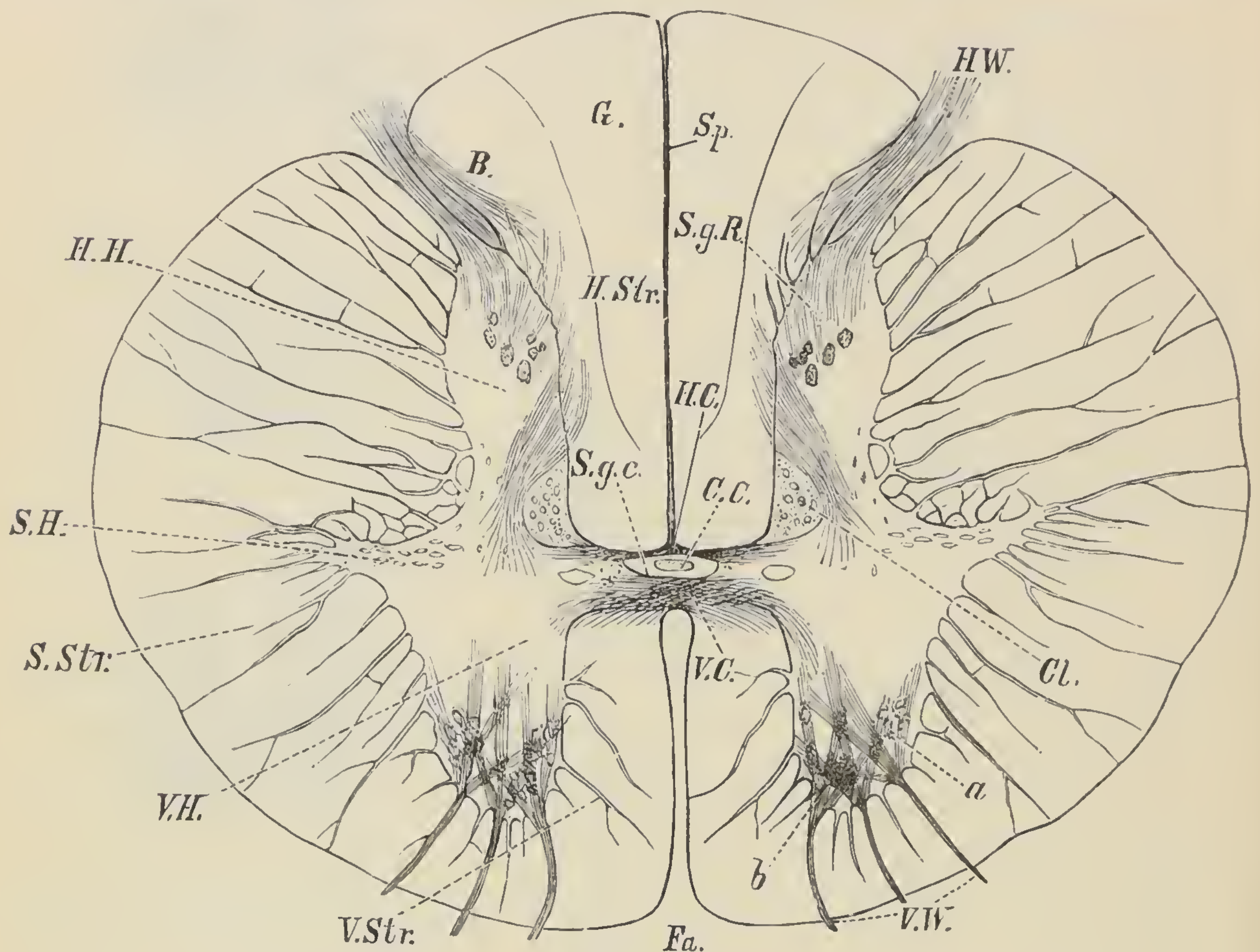


Fig. 83.

Querschnitt des Rückenmarks in der Höhe des 8. Brustnerven, 10 mal vergrössert, nach Schwalbe. Ventralseite nach unten.

F. a. Fissura longitudinalis anterior. *S. p.* Septum posterius. *V. C.* Vordere weisse, *H. C.* hintere graue Kommissur. *C. C.* Centralkanal. *S. g. c.* Subst. gelatinosa centralis. *V. H.* Vorderhorn. *S. H.* Seitenhorn. *H. H.* Hinterhorn. *a* laterale, *b* mediale Gangliengruppe des Vorderhorns. *Cl.* Clarke'sche Säulen. *V. W.* Vordere, *H. W.* hintere Wurzeln. *S. g. r.* Subst. gelatinosa Rolandi. *V. Str.* Vorderstrang, *S. Str.* Seitenstrang, *H. Str.* Hinterstrang der weissen Substanz. *G.* Goll'scher Strang. *B.* Burdach'scher Strang.

wo die Clarke'schen Säulen beginnen, in deren Zellen die Fasern als Axencylinderfortsätze endigen. 4) die Reste des Vorderseitenstranges haben eine gleichmässige und in den Anschwellungen verstärkte, also der Anzahl der Wurzelfasern proportionale Mächtigkeit. Ueber ihren Zusammenhang mit anderen Gebilden sind die anatomischen Angaben zweifelhaft.

d. Die Hinterstränge (*H. Str.* Fig. 83) liegen zwischen dem hinteren Septum und dem Hinterhorn und den hinteren Wurzeln, durch welche sie von den Seitensträngen scharf geschieden sind. Man unterscheidet in ihnen: 1) den Goll'schen Strang oder Funiculus gracilis (*G.* Fig. 83, 84), eine keilförmige, durch ein bindegewebiges Septum (Fig. 83) auch grob anatomisch vom Reste des Hinterstranges geschiedene Abtheilung, aus feinen Längsfasern bestehend; er lässt sich abwärts nur bis zur Mitte des Brusttheils mit Bestimmtheit verfolgen, nimmt nach unten an Mächtigkeit ab,

und scheint in den Hinterhörnern zu endigen. 2) den Rest des Hinterstrangs (BURDACH-schen Keilstrang, Funiculus cuneatus, *B.* Fig. 83), anscheinend den Wurzelfasern proportional, longitudinale Fasern, deren Verbindungen noch streitig sind. Weiteres s. unten.

e. Die vordere weisse Kommissur (*V. C.*, Fig. 83) besteht grösstentheils aus transversalen, wahrscheinlich gekreuzten, zum Theil aber auch aus longitudinalen Faserzügen; ihre Mächtigkeit nimmt im Wesentlichen nach unten ab. Unter den gekreuzten Fasern sind nachgewiesen: 1) Verbindungen zwischen vorderen Wurzelfasern und vorderen medialen Ganglienzellen des anderen Vorderhorns; 2) Verbindungen zwischen dem einen Vorderhorn und dem anderen Vorderstrang; 3) Verbindungen zwischen Pyramiden-Vorderstrangbahn und dem anderen Seitenstrang (s. oben sub c. 2).

Als Retikulär-Formation bezeichnet man Durchflechtungen von weisser und grauer Substanz; im Rückenmark kommt dieselbe besonders in dem Winkel zwischen Seiten- und Hinterhorn vor. — Die die Fasern und Zellen verbindende, Neurokeratin enthaltende Stützsubstanz der Centralorgane wird als Nervenkitt (Neuroglia) bezeichnet; über ihre Zellen s. unten.

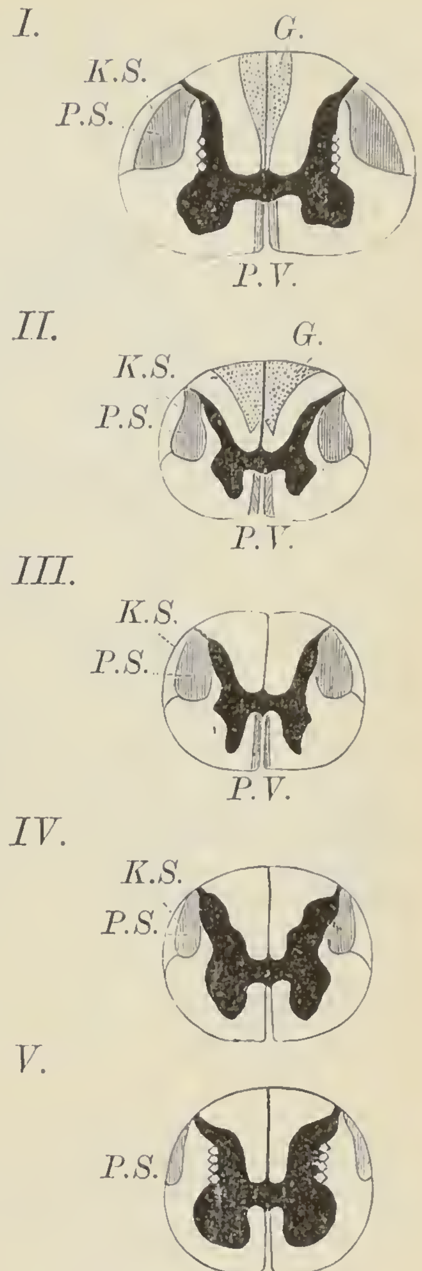


Fig. 84.
Abtheilungen der weissen Substanz nach Flechsig.
Die Querschnitte entsprechen: I. dem 6. Cervicalnerv, II. 3., III. 6., IV. 12. Dorsalnerv. *P. V.* Pyramiden-Vorderstrangbahn. *P. S.* Pyramiden-Seitenstrangbahn. *K.S.* Kleinhirn-Seitenstrangbahn. *G.* Goll-sche Stränge.

Die Zellen des Rückenmarks und ihre Fortsetzungen lassen folgende Bildungen unterscheiden.

1. Nicht nervöse Zellen. Hierher gehören: a. die Ependymzellen, den Centralkanal auskleidend, am Lumen mit einem Börstchen endend, und an der Basis lange fadenförmige Fortsätze radial durch das ganze Rückenmark entsendend; b. die Gliazellen, sternförmige Zellen der grauen und weissen Substanz, ebenfalls radiäre Fortsätze bis zur Peripherie entsendend.

2. Zellen der sensiblen Nerven. Dieselben (*s* im Schema Fig. 85) liegen in den Spinalganglien (*Sp*), sind im Embryonalstadium und bei Fischen bipolar, ziehen sich später seitlich aus, so dass sie nur noch T-förmig mit dem peripherischen und centralen Fortsatz

(*p* und *c*) zusammenhängen. Der peripherische Fortsatz ist die sensible Nervenfaser bis zu ihrer Endverästelung im Sinnesorgan (im Schema ist dasselbe durch die Haut *H* und die Tastkörperchen *T* repräsentirt). Der centrale Fortsatz ist die hintere Wurzelfaser. Dieselbe theilt sich nach dem Eintritt in die weisse Substanz zunächst in einen aufsteigenden und einen absteigenden Ast (*a* und *b*), der erstere länger und bei manchen bis zum Gehirn reichend. Von diesen beiden Aesten gehen senkrecht, also horizontal, von RANVIER'schen Schnürringen abtretend, in gewissen Abständen zahlreiche Nervenfäden, sog. Kollateralen *c*, in die graue Substanz hinein; sowohl die Hauptäste wie die Kollateralen endigen mit feinen Endbüscheln in der Nähe von Nervenzellen (NANSEN, GOLGI, Y CAJAL, KÖLLIKER u. A.). Nur wenige Kollateralen überschreiten die Medianebene (in der hinteren Kommissur *H. C.*, welche beim Menschen sehr schwach ist), um an Zellen der anderen Seite zu enden. Die Spinalganglienzelle ist die Mutterzelle, und zugleich das trophische Centrum (p. 383) dieses ganzen Komplexes.

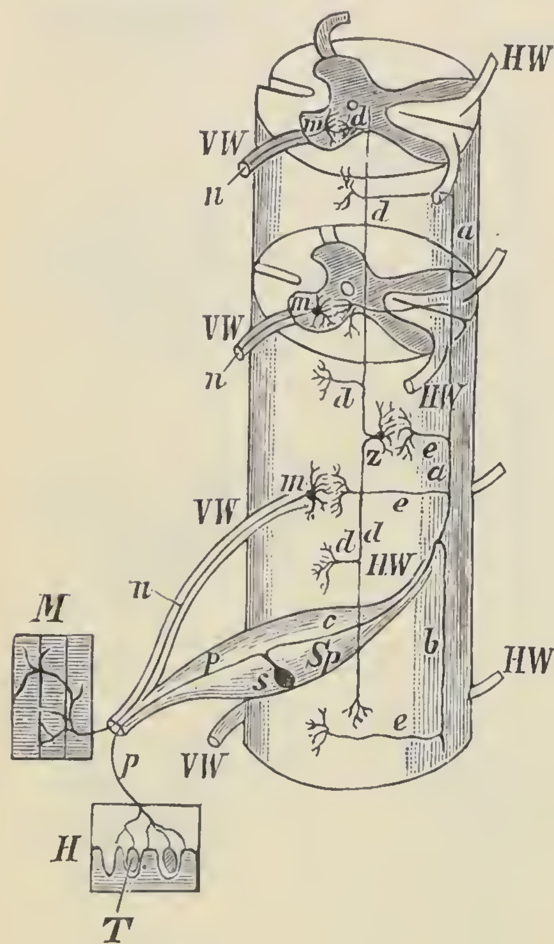


Fig. 85.
Schema der Nervenzellen und Neuronen, sowie der direkten und indirekten Reflexe (s. unten sub 6), im Wesentlichen nach Kölliker und v. Lenhossék. Bedeutung der Buchstaben s. im Text.

3. Zellen der motorischen Nerven. Dieselben (*m*, Fig. 85) liegen hauptsächlich in den grauen Vorderhörnern, in mehr medialen und mehr lateralen Anhäufungen (Nestern, *a* und *b*, Fig. 83, bei niederen Wirbelthieren in segmentaler Anordnung, den Wirbeln entsprechend), zum Theil auch in den Seitenhörnern. Sie sind grosse, ungemein fein verzweigte Protoplasmafortsätze aussendende Zellen mit grossem Kern. Von jeder Zelle geht ein unverzweigter Fortsatz aus, welcher eine motorische Wurzelfaser bildet (DEITERS 1865), und sich bis zur Endverzweigung in Muskeln, Drüsen etc. erstreckt (*nM* in Fig. 85). Auch vom DEITERS'schen Fortsatz gehen Kollateralen ab,

auch kommen Verzweigungen vor. Ein Theil der DEITERS'schen Fortsätze überschreitet die Medianebene (vgl. p. 401).

4. Nicht mit äusseren Nerven zusammenhängende Zellen (Schaltzellen, GOLGI'sche Zellen). Zahlreiche Nervenzellen der grauen Substanz, meist kleiner und weniger verzweigt als die motorischen, (*z*, Fig. 85) senden einen kürzeren oder längeren Fortsatz in die graue Substanz hinein, welcher longitudinal verlaufen, auch die Mittelebene überschreiten kann, und ebenfalls Kollateralen abgiebt und mit Aufbüschelungen endigt (*d* in Fig. 85).

Ein Zusammenhang der Ausläufer der verschiedenen Zellen findet im ganzen Nervensystem nirgends statt (ein solcher wurde früher in Gestalt eines feines Netzes irrthümlich angenommen). Vielmehr umgreifen die Endbüschel überall auf das Innigste die Zellausläufer (schematisch dargestellt Fig. 85), und diese filzartig dichte Durchflechtung erfüllt die ganze graue Substanz. Der Komplex einer Zelle mit ihren Ausläufern und Endbüscheln wird als Neuron bezeichnet. Jede Zelle ist der genetische Ausgangspunkt und das trophische Centrum ihres ganzen Neurons (HIS u. A.). Viele nennen den Axencylinderfortsatz den Neuriten, die Protoplasmafortsätze dagegen Dendriten; ein prinzipieller Unterschied scheint jedoch nicht zu existiren, da der Neurit als Dendrit mit sehr weit entfernten Endbüscheln betrachtet werden kann.

Von den weissen Strängen sind die Hinterstränge lediglich die Fortsetzungen der sensiblen Wurzelfasern, und die GOLL'schen Stränge speziell diejenigen der Ischiadicuswurzeln, welche sich weiter oben medial zusammendrängen. Die Pyramidenbahnen sind die Ausläufer von Neuronen der Grosshirnrinde (s. unter Gehirn). Die Kleinhirn-Seitenstrangbahnen werden grösstentheils von den Neuronen der CLARKE'schen Säulen gebildet, welche scharf abgegrenzte Felder an der medialen Seite der Insertion des Hinterhorns bilden (*Cl*, Fig. 83), und hauptsächlich im unteren Dorsal- und oberen Lendenmark entwickelt sind; ihre Zellen gehören zu den Schaltzellen, und an ihnen endigen zum Theil die in den B RDACH'schen Strängen verlaufenden hinteren Wurzelfasern.

2. Die Rückenmarksnerven und der Bell'sche Lehrsatz.

Die vom Rückenmark entspringenden Nerven sind sämmtlich in einem grossen Theil ihres Verlaufes gemischt; jedoch sind sie es nicht von Anfang an, sondern die vordere Wurzel enthält die centrifugalen, die hintere die centripetalen Fasern (CHARLES BELL, MAGENDIE, J. MÜLLER); jene heisst daher auch die motorische, diese die sensible Wurzel. Letztere besitzt das Spinalganglion, dessen Bedeutung p. 383 und 401 angegeben ist.

Die Angabe, dass die Nervenleitung im Spinalganglion eine Verzögerung erleide (Gad & Joseph), ist unwahrscheinlich, und auch direkt bestritten (Exner).

Durchschneidet man sämmtliche vordere Wurzeln einer Seite, so sind die Muskeln der entsprechenden Körperhälfte vollständig gelähmt; durchschneidet man die hinteren, so ist die Körperhälfte unempfindlich. Durchschneidet man bei einem Thiere (Frosch) auf der einen Seite (z. B. rechts) die hinteren, auf der anderen (links) die vorderen Wurzeln der Schenkelnerven, so bleibt es, wenn man das rechte Bein insultirt, unbeweglich, weil es den Schmerz nicht fühlt; verletzt man dagegen das linke, so macht es mit dem rechten abwehrende Bewegungen, während das linke unbewegt bleibt, denn das Thier fühlt den Schmerz im linken Bein, kann aber nur das rechte bewegen. Beim Hüpfen schleppt es auch das rechte Bein nach, weil es dasselbe nicht fühlt.

Durchschneidet man die hinteren Wurzeln der Rückenmarksnerven, so sinkt plötzlich die Erregbarkeit der vorderen (Ludwig & Cyon). Es müssen also die ersteren durch einen reflektorischen Vorgang beständig die Erregbarkeit der letzteren steigern, oder, was verständlicher wäre, sie beständig schwach erregen (vgl. unten beim Muskeltonus), so dass bei Reizung der vorderen sich der Reiz zu dieser beständigen Erregung addirt.

Abweichungen vom Bell'schen Lehrsatz.

Eine scheinbare Abweichung vom Bell'schen Gesetze liegt in dem Umstande, dass die Durchschneidung und Quetschung der vorderen Wurzeln bei Warmblütern schmerzhaft ist (Longet). Indess ist nach der Durchschneidung nur das peripherische Ende der Wurzel empfindlich, das centrale nicht (Magendie); die beigemischten sensiblen Fasern kommen also von der Peripherie her (sensibilité récurrente, und die Sensibilität schwindet nach Durchschneidung der hinteren Wurzeln); auch zeigt nach der Durchschneidung der vorderen Wurzeln ihr centrales Ende eine Anzahl degenerirter und ihr peripherisches eine Anzahl undegenerirter Fasern (Schiff, Vulpian). Die Umbiegung der sensiblen Fasern in die motorische Bahn findet grossentheils in der Nähe der peripherischen Endausbreitung statt; auch in sensible Bahnen biegen sensible Fasern rückwärts um, so dass das peripherische Ende eines durchschnittenen sensiblen Nerven meist empfindlich ist (Arloing & Tripier). Am Kopfe kommt ebenfalls recurrirende Sensibilität vor, welche vom Trigeminus herrührt.

Eine wahre Abweichung vom Bell'schen Satze scheint aber darin zu liegen, dass die hinteren Wurzeln nach einigen Autoren (Stricker, Morat) gefässerweiternde Nerven führen, und ebenso motorische Nerven für die Baucheingeweide (Steinach, bestritten von Horton-Smith);

und zwar haben diese Fasern ihr trophisches Centrum nicht im Spinalganglion, sondern in den Vorderhörnern (v. Lenhossék, y Cajal; vgl. auch p. 383).

Auch in dem Punkte sind manche Eingeweidenerven den sensiblen analog, dass sie Beziehungen zu den Clarke'schen Säulen haben (Gaskell); andrerseits sind auch Beziehungen der Spinalganglien zu den sympathischen Zellen bekannt (y Cajal).

Funktionen der Spinalnerven.

Die centrifugalen Fasern der Rückenmarksnerven sind 1. motorische für sämmtliche quergestreifte Muskeln des Rumpfes und der Extremitäten und, zum Theil durch Vermittlung des Sympathicus, für gewisse glatte Muskeln der Eingeweide, z. B. den Detrusor urinae, Uterus; 2. vasomotorische und gefässerweiternde Fasern für die Arterien des Körpers; diese gehen jedoch theilweise zunächst in den Sympathicus über und treten dann in andere Spinalwurzeln ein (p. 100f.); 3. sekretorische (Schweissnerven) und möglicherweise auch trophische Fasern. — Die centripetalen Fasern sind die Nervenfasern für die Empfindung und Reflexauslösung des ganzen Körpers mit Ausnahme des Gesichts und Vorderkopfes.

Ueber die Vertheilung der verschiedenen motorischen und sensiblen Nerven der einzelnen Muskeln, Hautstellen etc. auf die 31 Wurzelpaare ist erst wenig experimentirt; meist verlässt man sich auf die Anatomie.

3. Das Rükenmark als Leiter zum Gehirn.

Das Rückenmark bildet die einzige nervöse Verbindung zwischen dem Gehirn und den Rückenmarksnerven, wenn man von einigen schwachen anastomotischen Verbindungen zwischen Hirn- und Spinalnerven durch den Sympathicus absieht. Das Rückenmark muss also alle Einwirkungen des Willens und der Hirncentra auf die Muskeln des Rumpfes und der Extremitäten, und andererseits alle Empfindungen der letzteren Theile, durch Leitung vermitteln.

a. Durchschneidungsversuche.

Das eben Gesagte bestätigt sich sofort durch die Wirkungen zufälliger oder experimenteller Durchtrennungen des Markes: alle Theile, welche ihre Nerven aus Markniveau's unterhalb der Durchschneidung beziehen, sind fortan dem Bewusstsein völlig entzogen, können weder willkürlich bewegt werden noch empfinden. Liegt die Durchschneidung hoch oben im Halsmark, so hört auch die Athmung auf, und die Gefässe (auch die des Kopfes, wegen des spinalen Ursprungs des Kopfsympathicus) verlieren ihren Tonus.

Die Anatomie weist longitudinale Faserstränge in der weissen

Substanz des Rückenmarks nach, und das Experiment und pathologische Erfahrungen bestätigen, dass diese die Leitung zum Gehirn besorgen, wenn auch keineswegs in ihrer ganzen Masse. Durchschneidungen der ganzen weissen Substanz mit Schonung der grauen wirken wie totale Rückenmarksdurchschneidung, während Durchschneidung der grauen Substanz um so wirkungsloser ist, je mehr es gelingt, die umgebende weisse zu schonen (Brown-Séquard, Schiff).

Halbseitige Durchschneidungen der weissen Substanz lähmen die willkürliche Bewegung nur auf der Seite der Verletzung; die Sensibilität ist auf der verletzten Seite abnorm erhöht („Hyperästhesie", die Thiere schreien auf blosse Berührung, Foderà, Schiff u. A.), auf der gesunden Seite herabgesetzt. Nach einiger Zeit schwindet die Hyperästhesie und die Sensibilität ist nun auch auf der verletzten Seite vermindert. Hieraus ist zu schliessen, dass die motorischen Bahnen im Rückenmark keine Kreuzung erleiden, die sensiblen eine theilweise Kreuzung, namentlich für die Schmerzempfindung, weniger für Tast-, Temperatur- und Muskelgefühl (Mott). Die Ursache der vorübergehenden Hyperästhesie ist unklar (s. sub 6). Ueber die Kreuzung s. auch unter Gehirn.

Macht man in verschiedenen Niveau's einen rechts- und einen linksseitigen Halbschnitt, so tritt weder vollständige sensible, noch vollständige motorische Lähmung ein; auch bei zwei vorn und hinten gelegten Halbschnitten verschiedener Niveau's bleibt wenigstens die Motilität ziemlich intakt (Schiff u. A.). Ein Theil der Fasern müsste hiernach geschlängelt verlaufen, sowohl in frontalem wie in sagittalem Sinne; Andre nehmen an, dass überhaupt jede kleinste Brücke zwischen oberem und unterem Abschnitt die Leitung vermitteln kann, was aber nur für diffuse Empfindungen und Bewegungen genügen würde.

Hinsichtlich des speziellen Verlaufes der motorischen und sensiblen Bahnen, über welchen man mittels partieller Durchschneidungen der weissen Substanz (Vorder-, Seiten-, Hinterstränge, oder Theile derselben) Aufschluss gesucht hat, sind die Angaben sehr widersprechend. Die einen fanden motorische Lähmungen hauptsächlich nach Durchschneidung der Vorder- und sensible nach solcher der Hinterstränge (Schiff, Osawa u. A.), Andere beiderlei Lähmungen fast nur nach Durchschneidungen der Seitenstränge (Ludwig mit Dittmar und Woroschiloff; Ott u. A.). Der Grund dieser Widersprüche liegt zum Theil in dem Einfluss des Markniveau's, in welchem operirt wurde, zum Theil in verschiedenem Verhalten der Thierarten, ja in individuellen Ver-

schiedenheiten, wie sich aus dem p. 401 bei den Pyramidenbahnen Gesagten und manchen analogen Erfahrungen ergiebt. Die Meisten betrachten jetzt auf Grund der Degenerativbefunde als absteigende, motorische Bahn die Pyramidenbahn, als aufsteigende sensible den Haupttheil der Hinterstränge und die Kleinhirnseitenstrangbahn. Jedenfalls aber muss ein beträchtlicher Theil der weissen Substanz, besonders der nach unten nicht an Mächtigkeit abnehmende, andere Funktionen haben (s. unten sub 5).

b. Reizversuche.

Merkwürdigerweise sind die direkten elektrischen und mechanischen Reizungen des Rückenmarks grossentheils unwirksam, sobald sie nicht die vorderen oder hinteren Wurzelfasern treffen (Brown-Séquard, Schiff, van Deen u. A.). Eine Ausnahme machen die vom vasomotorischen Centrum durch das Rückenmark verlaufenden Fasern, da jede Rückenmarkreizung alle Arterien des Körperbezirks unterhalb der Reizstelle verengt (Ludwig & Thiry). Sie verlaufen in den Seitensträngen, und durch Reizung des Halsmarks nach halbseitiger Durchschneidung im Brusttheil kann man in der Wirkung auf die Nierengefässe feststellen, dass sie eine Kreuzung vollziehen (Nicolaides). Ebenso bewirkt Reizung der Rückenmarkssubstanz reflektorische Erregung des Gefässcentrums, wirkt also pressorisch (Ludwig & Dittmar); überhaupt wird den sensiblen Bahnen Erregbarkeit meist zugeschrieben (Schiff).

Ob die Wirkungslosigkeit der Rückenmarkreizungen auf wirklicher Unerregbarkeit der longitudinalen Bahnen beruht, d. h. ob man die an sich wenig wahrscheinliche Annahme (vgl. p. 392) einer leitungsfähigen, aber nicht erregbaren Nervensubstanz („kinesodische" und „ästhesodische" Substanz) machen muss, ist bis in die neueste Zeit lebhaft diskutirt worden. Vor Allem sind von vielen Beobachtern am Frosch positive Resultate der Reizung erhalten worden (Fick & Engelken, Luchsinger u. A.), und zwar Bewegung der Hinterbeine bei Anbringung des Reizes an den obersten Rückenmarkstheilen, an welchen ausserdem, um den Verdacht des Reflexes auszuschliessen, die graue Substanz und die weissen Hinterstränge weggenommen waren. Der sicherste Beweis für die Erregbarkeit des Rückenmarks liegt darin, dass es sich dem Zuckungsgesetz gegenüber genau wie ein Nerv verhält, indem ein am Querschnitt eben wirksamer abterminaler Induktionsstrom weiter unten seine Wirksamkeit verliert (vgl. p. 378), obgleich er den Wurzeln und den Reflexcentren näher kommt (Biedermann). Auch mechanische Reize sind wirksam, anscheinend aber nur auf die Ganglien-

zellen der Vorderhörner (Birge). Die Erregbarkeit der grauen Substanz ist auch durch elektrische Reize nachweisbar (Biedermann). Da sonach an der Erregbarkeit auch der motorischen Längsfasern kein Zweifel sein kann, so bleiben die Bedingungen des offenbar häufigen Ausbleibens der Erfolge noch aufzuklären; möglicherweise handelt es sich um Mitreizung von Hemmungsfasern.

Die motorische Wirkung der Rückenmarkreizung hat gewisse Eigenthümlichkeiten. Beim Tetanisiren des Rückenmarks hört man einen tiefen Muskelton (p. 273f.), welcher von der Reizfrequenz unabhängig ist (du Bois-Reymond). Ferner zeigen sich Einzelreize oft unwirksam, werden aber bei Wiederholung durch Summation wirksam (Kronecker & Nicolaides, Biedermann). Die Latenzzeit der Kontraktionen ist sehr lang (Joseph & Langendorff, Gad). Alle diese Erscheinungen erklären sich durch den Umstand, dass die Längsfasern nicht direkt in die Nervenwurzeln übergehen, sondern motorische Ganglienzellen zu erregen haben. Diese centralen Apparate reagiren auf die Reizung, ähnlich wie beim Reflex (s. unten), mit selbstständiger Erregung und eigener Periodik. Erregt man sie reflektorisch durch Reizung der dem motorischen Gebiet entsprechenden sensiblen Nerven, so spricht in der That die gleichzeitige motorische Längsreizung leichter an (Biedermann).

Was die durch die Rückenmarkreizung angesprochenen Muskeln betrifft, so überwiegt am Frosche bei Reizung höher oben Kontraktion der Beuger des Hinterbeins, bei Reizung unten Kontraktion der Strecker (Engelhardt). Punktförmige Reizungen bringen meist mehrere Muskeln, aber weder gleichzeitig noch gleich stark, zur Kontraktion (Sirotinin).

Auch am Rückenmark selbst lassen sich Reizerfolge in Gestalt von Aktionsströmen beobachten (Gotch & Horsley), sowohl bei Reizung des Marks selbst als des Gehirns und seiner Nerven. Man kann diese Methode zur Ermittelung der Leitungsbahnen mit verwenden. Bemerkenswerth ist, dass Markreizungen die sensiblen Fasern der peripherischen Nerven leichter erregen, als die motorischen, offenbar weil nur erstere weit ins Mark sich fortsetzen (p. 404).

Zu den Reizversuchen am Rückenmark ist folgende Erscheinung zu rechnen. Froschlarven der ersten Wochen, junge Fische u. dgl. stellen sich in galvanisch durchströmtem Wasser mit dem Kopf gegen die Anode ein, und gerathen, wenn sie daran verhindert werden, in lebhafte Unruhe; die Ursache liegt darin, dass das Rückenmark dieser Thiere durch aufsteigende Ströme stärker erregt, durch absteigende gelähmt wird (bei Fischen bleibt u. A. die Athembewegung aus), und die Thiere sich der Erregung möglichst entziehen (Hermann).

Ueber Reizung der grauen Substanz durch spezifische Reize s. unten sub 5.

4. Die Reflexfunktion des Rückenmarks.

Dass das Rückenmark mehr ist als ein blosser vom Gehirn ent-

springender Nervenstamm für Rumpf und Extremitäten, lehrt schon die anatomische Betrachtung, vor Allem die Existenz der grauen Substanz, deren Bau durchaus auf centrale Funktionen deutet, ferner das Fehlen des Gehirns beim Amphioxus lanceolatus, endlich der Umstand, dass das Rückenmark nicht, wie ein Nervenstamm beim Abgang seiner Aeste, mit der Abgabe der Spinalnerven an Dicke abnimmt, sondern seinen Querschnitt annähernd bis fast an sein Ende beibehält, und in der Hals- und Lendengegend sogar Anschwellungen besitzt. Eine Abnahme nach unten zeigen nur die in der anatomischen Darstellung als cerebrale Leitungsbahnen bezeichneten Strangabtheilungen.

Noch mehr aber beweisen zahlreiche physiologische Thatsachen (Legallois, Marshall Hall, Goltz), dass das Rückenmark ein selbstständig fungirendes Centralorgan ist. Vor Allem zeigt das Thier nach Abtrennung oder Lähmung des Gehirns noch die mannigfaltigsten Reflexerscheinungen.

a. Die geordneten Reflexe.

Geköpfte Frösche machen auf Reizungen regelmässige und zweckmässige Abwehrbewegungen, welche von willkürlichen Bewegungen sich so wenig unterscheiden, dass man sie als die Wirkungen von im Rückenmark vorhandenen Seelenorganen betrachtet hat (Pflüger). Da aber ganz ähnliche Bewegungen auch am unversehrten Menschen, und zwar hier nachweisbar unbewusst, in grosser Zahl vorkommen, z. B. der Lidschluss auf Berührung der Konjunktiva, die Bewegungen Schlafender, wenn sie gekitzelt werden, da ferner die Mitwirkung eines Bewusstseins bei den Bewegungen geköpfter Thiere nicht nachweisbar ist, betrachten die Meisten jene Bewegungen, sowie die zuletzt genannten, als maschinenmässige nervöse Reaktionen, und bezeichnen sie, sowie überhaupt jede unwillkürliche Erregung centrifugaler Nerven, wenn sie unmittelbare Folge der Erregung centripetaler Nerven ist, als Reflexe. Zum Unterschiede von den unten zu besprechenden abnormen Reflexerscheinungen hat dieses Werk die normalen Reflexe von erkennbarer Zweckmässigkeit als geordnete Reflexe bezeichnet. Ueber die Frage, ob diese Erscheinungen mit Bewusstsein verbunden sind, s. auch unten beim Gehirn.

Der geköpfte Frosch zeigt schon durch seine sitzende Stellung centrale Funktionen, denn ein ganz gelähmter nimmt jede beliebige ihm ertheilte Stellung ein. Die erwähnten Abwehrreflexe bestehen beispielsweise in Befreiungsversuchen bei schmerzhaftem Festhalten, Abwischen von Säure, welche auf die Haut aufgetragen ist. Diese Ab-

wehrbewegungen sind zwar sehr regelmässig, aber es ist doch eine Abwechslung derselben möglich; schneidet man z. B. das Glied ab, welches zum Abwischen der Säure von einer Hautstelle benutzt wurde, so wird, nach vergeblichen Bewegungen des Stumpfes, ein anderes Glied zu demselben Zwecke verwendet; indess hat in diesem Falle die Reizung durch längere Dauer (während der vergeblichen Stumpfbewegungen) eine grössere Intensität erreicht, so dass eine rein mechanische Erklärung dieser Erscheinung wohl möglich ist.

Auch über die Abwehr hinaus kommen zahlreiche geordnete Reflexe des Froschrückenmarks vor, welche jedoch durch den Willen unterdrückt werden können, und daher erst nach Abtrennung des Grosshirns regelmässig auftreten. So beobachtet man (Goltz) an grosshirnlosen Fröschen regelmässig ein Quaken, sobald man die Haut der Rückengegend sanft streicht, oder deren Nerven mechanisch reizt (der laryngeale Theil dieses Reflexes geht natürlich vom Kopfmark aus); ferner, zur Zeit der Begattung, beim Männchen ein festes und dauerndes Umarmen des Weibchens, wenn man dasselbe mit dem Rücken gegen die Brust des Männchens legt; auch andere ähnlich geformte Gegenstände (Männchen, der Finger des Untersuchenden) werden in gleicher Weise umklammert.

Auch an Warmblütern kann man die geordneten Reflexfunktionen des isolirten Rückenmarks beobachten, z. B. indem man das Gehirn durch Unterbindung seiner vier Hauptarterien tödtet (S. Mayer, Luchsinger) oder vor der Köpfung eine Massenligatur anlegt (Tarchanoff) oder indem man das Rückenmark im mittleren Theil durchschneidet, ja ganze Markstrecken excidirt, und die vom Lendenmark abhängigen Theile des Thieres beobachtet (Goltz). Sehr junge Thiere zeigen auch wie Frösche die Reflexe nach einfachem Köpfen, nur muss das Vorübergehen des „Shock“ abgewartet werden, d. h. eines lähmungsartigen Zustandes, welcher den abgetrennten Markabschnitt für einige Zeit befällt. Von geordneten Reflexen im Bereich des Lendenmarks sind namentlich zu erwähnen (Goltz mit Freusberg und Gergens): Kratzen gekitzelter Hautstellen, Harnentleerung bei gefüllter Blase, besonders auf Kitzeln am After, ebenso Kothentleerung, Erektion des Penis bei sensibler Reizung desselben, ja alle zum Begattungsakt, sowie zur Gestation und zur Geburt erforderlichen Reflexe, endlich die das Gefässsystem betreffenden. Bei Enten und Eidechsen kommen sogar Lokomotionen vor.

Am Menschen endlich stellen die geordneten Abwehrbewegungen

im Schlafe grossentheils reine Markreflexe dar, da wenigstens das Seelenorgan eliminirt ist; ebenso zahlreiche unbewusste zweckmässige Bewegungen im wachen Zustande (vgl. auch unter Gehirn). Nach Rückenmarksdurchtrennungen sind beim Menschen die Reflexe des unteren Theils sehr gering (Reynolds).

Aus diesen und vielen anderen Thatsachen folgt, dass die Selbstständigkeit des Rückenmarks in der Wirbelthierreihe von unten nach oben abnimmt und beim Menschen am geringsten ist.

Bei manchen Thieren geht der Schutzreflex bis zur Selbstverstümmelung (Autotomie). So lassen Krabben, Heuschrecken, Eidechsen ein gefangenes Glied abbrechen, und zwar durch eine noch nicht genau verständliche reflektorische Einrichtung (Fredericq).

b. Die Reflexkrämpfe.

Unter abnormen Bedingungen können ungeordnete Reflexe oder Reflexkrämpfe auftreten, nämlich bei sehr heftiger Reizung, nach Einwirkung gewisser Gifte (Strychnin), und in pathologischen Zuständen (traumatischer und rheumatischer Tetanus, Hydrophobie). Sie bestehen in vorübergehenden tetanischen Kontraktionen einzelner Muskelgruppen oder sämmtlicher Körpermuskeln, auf die Einwirkung sensibler Reize. Bei Strychninvergiftung genügt die leiseste Berührung oder Erschütterung um einen Krampf sämmtlicher Muskeln auszulösen, bei welchem durch das Uebergewicht der Strecker die Schenkel extendirt, der Rumpf nach hinten konkav gespannt und der Kopf in den Nacken gezogen wird (Opisthotonus). Verhindert werden diese Reflexkrämpfe durch starke Abkühlung des Rückenmarks (Kunde), ferner durch lebhafte Lufteinblasung bis zur Apnoe (Rosenthal & Leube). Ueber sog. Sehnenreflexe s. p. 288.

c. Gesetzmässigkeiten der Reflexe.

Durch Reizung verschiedener Hautbezirke hirnloser Thiere, sowie durch pathologische Beobachtung lassen sich gewisse Gesetzmässigkeiten der Reflexausbreitung erkennen (Pflüger). Vor Allem beschränkt sich der Reflex zunächst auf die gereizte Seite und das gereizte Glied, allgemeiner auf solche Muskelgruppen, deren Nerven aus gleichem Markniveau wie die erregten sensiblen Nerven entspringen. Doppelseitige Reflexe pflegen symmetrisch zu sein, und nie auf der nicht gereizten Seite stärker. Die Ausbreitung der Reflexe auf andere Niveau's als das gereizte geschieht meist kontinuirlich, d. h. es werden keine Muskelgruppen übersprungen; nur die Bewegungsgebiete des Kopfmarks nehmen häufig an Reflexen Theil ohne Miterregung der zwischenliegen-

den Niveau's. Reflexe in fremden Niveau's, z. B. von den Vorderbeinen auf die Hinterbeine oder umgekehrt, treten am isolirten Rückenmark viel weniger leicht ein, als wenn das Kopfmark erhalten ist; dieses letztere enthält also Reflexcentra höherer Ordnung, welche mit allen Rückenmarksniveau's in Verbindung stehen (Owsjannikow u. A.); ähnlich scheinen sich auch die oberen Rückenmarksabschnitte zu verhalten (Rosenthal, Mendelssohn). — Indessen gelten alle vorher genannten Regeln nur ungefähr. Auch am isolirten Rückenmark werden zuweilen Reflexe auf entfernte Niveau's, und sogar, was den obigen Sätzen ganz widerspricht, gekreuzte Reflexe (Gergens, Luchsinger, Langendorff), z. B. vom linken Hinterbein auf das rechte Vorderbein, beobachtet, namentlich bei solchen Thieren, deren normale Lokomotion mit gekreuztem Zusammenwirken beider Beine (trabartig) geschieht; sie kommen aber auch beim Frosch vor, dessen Bewegungen nicht trabartig sind. Viele geordnete Reflexe sind der normalen Lokomotion ganz entsprechend, z. B. bei Schlangen schlängelnd (Tiegel). Die für den gekreuzten Reflex erforderliche Ueberschreitung der Mittelebene gehört den sensiblen Bahnen an, und erfolgt in der Regel nahe dem Eintrittsniveau, wie sich durch Halbschnitte nachweisen lässt (Guillebeau & Luchsinger).

d. Die Reflexauslösung und die Reflexzeit.

Geordnete Reflexe können durch mechanische, chemische, thermische und elektrische Reizung der Haut ausgelöst werden, und sind meist nach der Reizart verschieden. Reizung der sensiblen Nervenstämme selbst hat nur selten und schwierig geordnete Reflexe zur Folge, wohl aber, namentlich bei Strychninvergiftung, Reflexkrämpfe. Die Ursache liegt zum Theil darin, dass starke Reizungen die Reflexe hemmen können (s. unten), grösstentheils aber wohl darin, dass der geordnete Reflex auch ein geordnetes Zusammenwirken vieler sensibler Fasern erfordert, wie es dem Tastbilde entspricht, dem der Reflex als Abwehr oder dgl. zugehört.

Jeder Hautreiz muss, um Reflexe zu erzeugen, einen gewissen Schwellenwerth überschreiten. Die thermischen und chemischen Reize wachsen ihrer Natur nach allmählich an; bei ersteren, z. B. Eintauchen der Haut in warmes Wasser, nimmt die Haut immer höhere Temperaturen an, bei letzteren, z. B. Eintauchen in verdünnte Säure, wird die chemische Veränderung immer grösser. In diesen Fällen tritt der Erfolg erst nach längerer Zeit ein, obgleich offenbar die zur Erregung der Hautnerven erforderliche Einwirkung längst erreicht ist. Entweder

also muss ihre Erregung erst eine gewisse Grösse erreichen, um im Marke den Reflex auszulösen, oder es ist eine gewisse Dauer der Einwirkung auf das Mark für den Reflex erforderlich. Die chemischen Reize werden häufig benutzt, um durch die Zeit, welche vom Beginn des Eintauchens bis zum Eintritt des Reflexes vergeht (nach Metronomschlägen gemessen), die Reflexerregbarkeit des Rückenmarks zu bestimmen (Türck'sche Methode), was zulässig ist, wenn in den zu vergleichenden Fällen ausserhalb des Rückenmarks Alles gleich bleibt.

Bei elektrischen Hautreizen zeigt sich die wichtige Thatsache, dass ein einzelner Induktionsschlag keinen Reflex auslöst, sondern erst eine Reihe von Schlägen, und zwar tritt der Erfolg nach um so weniger Schlägen ein, je stärker dieselben sind; dagegen ist das Intervall der Reize innerhalb gewisser Grenzen ohne Einfluss (Ludwig mit Stirling und Ward). Es findet also eine Summation der Wirkungen auf das Mark statt, und erst diese führt endlich zum Reflexe. Auch bei mechanischen Hautreizen findet Summation statt; so tritt beim Koitus die Ejakulation erst nach längerer mechanischer Reizung des erigirten Penis ein. Bei permanenten sensiblen Einwirkungen, wie thermischen und chemischen, beruht wahrscheinlich die Länge der erforderlichen Einwirkung ebenfalls auf Summation der Erregung im Mark.

Was für die Hautreflexe ermittelt ist, gilt ohne Zweifel auch für viele innere reflexauslösende Reize, z. B. die Spannung der Blase und des Mastdarms bei der Auslösung der entleerenden Akte, die die Geburt einleitenden unbekannten Reize u. s. w.

Als Reflexzeit (nicht zu verwechseln mit der oben besprochenen Zeit bei der Türck'schen Methode, deren Haupttheil die Zeit der reflexauslösenden Hautveränderung ist) bezeichnet man das Intervall zwischen dem Anlangen der auslösenden centripetalen Erregung im Mark und dem Abgang der ausgelösten centrifugalen. Diese Zeit kann man messen, indem man bei enthirnten Thieren die Zeit zwischen Reiz und Bewegung nach einer der bei der Reaktionszeit (s. unter Gehirn) anzugebenden Methoden bestimmt, und die Zeit der Leitung in den Nerven, sowie die Latenzzeit der Muskelzuckung in Abzug bringt. Solche Messungen (Helmholtz, Rosenthal, Exner, Wundt u. A.) ergaben Werthe von etwa $^1/_{20}$ Sekunde, und weniger; die Reflexzeit wird durch Kälte verlängert, durch Reizverstärkung verkürzt, ebenso durch Strychnin (jedoch giebt Wundt umgekehrt für schwache Reize Verlängerung durch Strychnin an); sie ist ferner grösser, wenn der Reflex auf ein anderes Markniveau, und ganz besonders wenn er auf die andere Seite übergeht. Für die ein-

zelnen beim geordneten Reflex betheiligten Muskeln ist die Reflexzeit verschieden und auch die Differenzen durchaus wechselnd (Lombard).

e. Die Einwirkung des Gehirns auf die Reflexe, und die Reflexhemmung.

Schon oben ist erwähnt, dass die regelmässigen geordneten Reflexe des isolirten Rückenmarks bei Thieren mit erhaltenem Gehirn nicht unfehlbar auftreten. Der Grund liegt vor Allem in Einwirkungen des Willens, welcher die meisten Reflexe unterdrücken kann. So geschieht das Kratzen einer juckenden Hautstelle nur im Schlafe regelmässig und wird im Wachen häufig unterdrückt; die Berührung des Augapfels, des Gaumensegels, kann durch Willensanstrengung ohne Lidschluss, resp. Schluckreflex ertragen werden. Jedoch kann der Wille nur solche Bewegungen unterdrücken, welche er auch umgekehrt selbstständig hervorrufen kann, z. B. nicht die Pupillenverengerung durch Licht, die Ejaculatio seminis auf der Höhe des Koitus.

Die Rückenmarksreflexe werden aber nach Abtragung des Gehirns nicht allein unfehlbarer (vgl. auch p. 412), sondern auch stärker, oder es genügt zu ihrer Auslösung ein schwächerer Reiz, resp. bei der Türck'schen Methode (p. 415) eine kürzere Einwirkungszeit. Zur Erklärung nimmt man an, dass Hemmungsfasern vom Gehirn zu den Reflexapparaten des Marks gehen, welche jedoch von den willkürlichen Hemmungsfasern verschieden zu sein scheinen, da sie nur quantitativ und nicht elektiv auf die Reflexe einwirken. Beim Frosche gelingt es, ihren Ursprung im Gehirn einigermassen nachzuweisen; fällt nämlich der hirnabtrennende Schnitt unterhalb der Lobi optici (welche den Seh- und Vierhügeln höherer Thiere entsprechen), so werden die Reflexe verstärkt, dagegen nicht verändert, wenn er oberhalb der Lobi fällt; Reizung der Lobi optici mit Kochsalzpulver, Galle oder Blut hemmt die Reflexe sehr bedeutend; die Lobi optici enthalten also ein reflexhemmendes Centralorgan, welchem man beständige Erregung zuschreiben muss (Setschenow). Bei Kröten wird die Umklammerung (p. 412) durch Berührung der Lobi optici sofort unterbrochen (Albertoni). Den Ursprung dieses Tonus suchen Einige in der Erregung der höheren Sinnesnerven, besonders des Opticus, welcher in den Lobi mündet; nach Zerstörung des Opticus und Acusticus fällt indess der Tonus des Hemmungscentrums nach Andern nicht fort, sondern es werden nur die geordneten Markreflexe regelmässiger, etwa wie nach Abtrennung des Grosshirns (Langendorff).

Endlich ist anzuführen, dass jede starke Reizung sensibler Nerven die Rückenmarksreflexe vermindert und unterdrücken kann, auch wenn sie den reflexauslösenden Nerven selbst betrifft (Goltz, Setschenow u. A.). Starke Hautreize können auf diesem Wege die umfangreichsten lähmungsartigen Funktionsstörungen hervorbringen (Brown-Séquard).

5. Automatische Funktionen des Rückenmarks. Centrale Reize.

Ob unter normalen Umständen das Rückenmark auch automatisch thätig ist, wird bezweifelt. Die nach Abtrennung des Gehirns auftretende spinale Athmung (p. 135), und der analoge spinale Gefässtonus (p. 103 f.) könnten von der Wirkung besonderer Reize hergeleitet werden, welche sich durch den Wegfall des Gehirns erst entwickeln. Der in der Absonderungs- und Verdauungslehre erwähnte Tonus der Sphinkteren kann Reflex sein, zumal er sich durch zunehmenden Druck des Inhaltes verstärkt. Auch der den gewöhnlichen Skeletmuskeln zugeschriebene Muskeltonus beruht, soweit er wirklich vorhanden ist, auf Reflex. Als Muskeltonus beschrieb man früher eine beständige schwache automatische, vom Nervensystem abhängige Kontraktion sämmtlicher Muskeln. Alle gewöhnlich als Beweise für dieses Verhalten angeführten Erscheinungen sind indess auf andere Weise zu erklären, z. B. die Retraktion durchschnittener oder tenotomirter Muskeln (sie tritt auch ein, nachdem vorher der Nerv durchschnitten ist, und beruht einfach auf der Ausspannung der Muskeln über ihre natürliche Länge, p. 265); ferner die Gesichtsverzerrung nach einseitiger Facialislähmung (erklärt sich ohne Annahme eines Muskeltonus aus dem Verkürzungsrückstand der Muskeln der gesunden Seite, p. 270, später auch Degeneration der gelähmten). Dass ferner ein wirklicher automatischer Muskeltonus nicht existirt, wird dadurch bewiesen, dass an einem aus Centralnervensystem, motorischem Nerven und gespanntem Muskel bestehenden Präparate der Muskel sich nicht im geringsten dadurch verlängert, dass man den Nerven durchschneidet (Auerbach, Heidenhain). Indessen zeigt ein senkrecht aufgehängter Frosch, dessen Gehirn vom Rückenmark getrennt ist, wenn die Nerven des einen Hinterbeins durchschnitten sind, ein schlafferes Herabhängen desselben im Vergleich mit dem unverletzten; dieselbe Erscheinung tritt auch ein, wenn statt des ganzen Plexus ischiadicus nur die hinteren Wurzeln desselben durchschnitten sind; dies beweist, dass die schwache Beugung des unverletzten Beins nicht automatischer, sondern reflektorischer Natur ist, und dass die sensiblen Fasern des Beins den Reflex auslösen (Brondgeest). Diese Kontraktion ist jedoch nach-

weisbar nur eine solche der Flexoren (HERMANN), die ganze Erscheinung also nur eine andere Form der bekannteren, dass ein hirnloser Frosch in allen Stellungen die Beine anzuziehen strebt (p. 411), sobald sie überhaupt gefühlt werden (p. 406); im Hängen kann diese Anziehung der Schwere wegen nur in geringem Grade dauernd eingehalten werden. Im Sitzen erschlaffen ohne Zweifel auch die Beuger, sobald die Anziehung der Beine erfolgt ist.

Eine analoge Erscheinung am Kopfe ist die Aufrechthaltung der Ohren beim Kaninchen; nach Durchschneidung eines Trigeminus sinkt das gleichseitige Ohr zurück (FILEHNE).

Als Ausgangspunkt des BRONDGEEST'schen Reflexes wird die Haut angegeben (COHNSTEIN); jedoch bleibt er auch bei Anästhesie der Haut und nach Enthäutung bestehen (MOMMSEN); es giebt also zum mindesten noch andere Ausgangspunkte, z. B. die Muskeln oder die Sehnen (vgl. auch p. 288). Wahrscheinlich steht die Haltung der Glieder unter beständiger reflektorischer Regulation seitens der beweglichen Theile selbst, und auch der Anstrengungsgrad der Muskeln bei Bewegungen könnte von diesen regulirt werden. Vgl. auch Kap. XII. unter Muskelgefühl.

Unter abnormen Umständen geräth das Rückenmark leicht in selbstständige Erregung, d. h. es wird durch gewisse Reize erregt, welche man, da sie auf Nerven nicht einwirken, als centrale Reize bezeichnen kann. Hierhin gehören Hitze, der dyspnoische Zustand (lokal am Rückenmark erzeugbar durch Absperrung der arteriellen Zufuhr, z. B. Abklemmung der Aorta), endlich gewisse Gifte, z. B. das Pikrotoxin. Die Wirkungen äussern sich als allgemeine Konvulsionen, Gefässkrämpfe, Schweisssekretion, Pupillenerweiterung (der Sympathicus hat spinalen Ursprung). Sie bleiben aus, wenn die Reize zu schnell nach Abtrennung des Gehirns einwirken (p. 412).

Der dyspnoische Zustand, z. B. durch Arterienverschluss, wirkt natürlich zuletzt lähmend. Die Centra der Skeletmuskeln werden bei Anämie des Lendenmarks früher gereizt, ja sogar früher gelähmt, als sich die Reizung der sensiblen Theile (durch Athmungs- und Gefässreflexe im Vorderkörper) zu erkennen giebt; noch später werden die Gefässcentra des Marks affizirt; bei Wiederzulassung des Blutes kehren diejenigen Funktionen zuerst wieder, welche zuletzt geschwunden sind (FREDERICQ & COLSON). Die Chloroform-Anästhesie beruht zum Theil auf Lähmung der grauen Substanz des Rückenmarks durch den Giftzutritt, denn sie bleibt im Hintertheil von Fröschen aus, wenn die Gefässe des Lendenmarks zerrissen sind (BERNSTEIN).

6. Theorie der Rückenmarksfunktionen.

Die hauptsächlichste Rückenmarksfunktion, der Reflex, wurde anfangs von besonderen Nervenfasern hergeleitet, welche, von sensiblen Endorganen ausgehend, das Centralorgan nur aufsuchen, um daselbst

in centrifugale Richtung umzubiegen. Die hierbei nöthige Annahme eines besonderen, ausschliesslich für Reflexe bestimmten („excitomotorischen“) Nervensystems wird schon durch die einfachsten Thatsachen widerlegt. Ebenso musste die Vorstellung, dass die Reflexe auf mangelhafter Isolation der centripetalen und centrifugalen Leitungsbahnen im Centralorgane beruhen, wegen der Regelmässigkeit und funktionellen Wichtigkeit der Reflexe aufgegeben werden.

Jedenfalls ist der Reflex nicht als eine blosse Ueberleitung durch die graue Substanz hindurch zu betrachten. Denn es gelingt niemals, durch Reizung der centralen Enden motorischer Fasern andere motorische Fasern zu erregen oder in sensiblen Fasern negative Stromesschwankung zu erzeugen, weder am normalen, noch am strychninisirten Thiere (J. Müller, Volkmann u. A.). Der Reflex muss also in einem selbstständigen Erregungsprozess der grauen Substanz, vermuthlich in den motorischen Ganglienzellen bestehen, auf welchen die von den sensiblen Fasern einstrahlende Erregung nur auslösend wirkt. Hierfür spricht ausser der Anatomie des Rückenmarks die Länge der Reflexzeit, welche wahrscheinlich die Latenzzeit der Ganglienerregung ist, und die Variabilität der Reflexzeit der einzelnen Muskeln (p. 416 f.); weiter die Erscheinungen der Reizsummation; ferner der Umstand, dass die motorische Erregung, wie die Erscheinungen des Muskeltons zeigen, ein selbstständiges, und von der Erregungsart ganz unabhängiges Tempo innehält, für welches übrigens noch keine genügende Erklärung existirt.

Dieselben sensiblen Fasern der peripherischen Nerven, welche den Reflex auslösen, dienen offenbar auch zur Vermittelung der Empfindung, und dieselben motorischen Fasern, welche reflektorisch erregt werden, werden auch durch den Willen in Aktion gesetzt.

Die neueren anatomischen Ergebnisse lehren endlich, dass alle diese Erregungsübertragungen nicht auf Kontinuität der nervösen Bahnen, sondern auf Erregung von Zellen mittels der sich mit ihren Ausläufern innig durchflechtenden Endbüschel der die Erregung zuführenden Fasern beruhen. Den motorischen Zellen wird die Erregung offenbar zugeleitet: 1) von cerebralen Fasern, insbesondere den von der Hirnrinde kommenden Pyramidenfasern (willkürliche Bewegung), 2) von sensiblen Wurzelfasern und Kollateralen desselben oder anderer Niveau's (direkter Reflex), 3) von eingeschalteten Neuronen, deren Zellen durch sensible Wurzeln erregt werden

(indirekter Reflex); diese Einschaltung wiederholt sich möglicherweise oft kettenartig. Möglich, aber nicht nachgewiesen ist, dass auch die cerebralen Willkür- und Reflexfasern (sog. lange Reflexbögen) die motorischen Zellen zum Theil nicht direkt erreichen, sondern mittels Schaltneuronen wirken.

Die weite Ausbreitung der sensiblen Fasern und Kollateralen erklärt die Mannigfaltigkeit der Reflexe zur Genüge. Gekreuzte Reflexe scheinen, wenigstens beim Menschen, hauptsächlich durch Schaltneuronen vermittelt zu werden. Dagegen ist noch unerklärt die Beschränktheit der geordneten Reflexe und die sicher damit zusammenhängende Koordination der Bewegungen, seien sie reflektorisch oder willkürlich. Der Wille wirkt nicht auf die einzelnen Muskeln, ja er kann dies nicht einmal, sondern auf Zellzusammenordnungen, zweifellos dieselben, wie der geordnete Reflex. Legt man die wahrscheinliche Annahme zu Grunde, dass die Erregung eines Neurons sich stets auf alle seine Verzweigungen erstreckt, so muss die Beschränktheit des Reflexes darauf beruhen, mit welchen motorischen Zellen eine sensible Faser direkt oder indirekt in Kontiguität steht, und die vielfach beobachtete Variation der Reflexe, z. B. nach Amputationen, sowie die Anerziehung derselben (vgl. unter Gehirn) könnte auf neuem Auswachsen von Kollateralen u. dgl. beruhen. Ein ferneres anatomisches Substrat für motorische Koordination könnte in Verzweigungen von Zwischenneuronen liegen (vgl. oben), da Verzweigung von Pyramidenfasern nicht vorzukommen scheint. Zu beachten ist, dass mächtige Theile der weissen Substanz bisher in ihren Verbindungen noch nicht aufgeklärt sind, und hier könnten kommissurenartige Verbindungen verschiedener Markniveau's vermuthet werden, wahrscheinlich mit Schaltzellen zusammenhängend.

Die bewusste Empfindung und die cerebral vermittelten Reflexe im Bereich der Spinalnerven wird gewöhnlich von den bis zum Gehirn aufsteigenden Fasern der hinteren Wurzeln (p. 404) hergeleitet. Da indess beim Stenson'schen Versuch (p. 289) die Hinterbeine unempfindlich und reflexlos werden, und zwar durch Anämie des Lendenmarks (Schiffer), und blosse Nervenleitung durch Anämie nicht gestört wird, so ist es wahrscheinlicher, dass auch die Verbindung zum Gehirn durch die graue Substanz des Niveau's (Kollateralen, p. 404) vermittelt wird (Langendorff).

Die Erscheinung, dass starke sensible Erregungen ausgebreitetere Reflexe hervorrufen und auch weniger lokalisirte Empfindungen auslösen („Ausstrahlen" des Schmerzes), deutet darauf hin, dass entweder die Leitung in den feinsten Verzweigungen erheblichen Widerstand findet, sich also je nach der Intensität der Erregung verschieden weit

ausbreitet, oder dass die Zellen verschieden leicht angesprochen werden, so dass stärkere Erregungen auf eine grössere Anzahl der überhaupt in Kontiguität stehenden Zellen wirken. Beide Annahmen schliessen die Möglichkeit in sich, auch die Reflexkrämpfe und die Strychninwirkung zu erklären, für welche aber vielleicht auch der Widerstand der Zwischensubstanz, welche die Erregung zu überspringen hat, in Frage kommen könnte. Da dies Ueberspringen vermuthlich durch die Aktionsströme geschieht, so könnte es sich sogar um einfachen galvanischen Leitungswiderstand handeln, den etwa Strychnin vermindert. Endlich ist neuerdings die Ansicht vertreten worden, dass die Dendriten sich zurückziehen und expandiren können (Lépine, Duval u. A.), so dass die Kontiguität mit den Zellen funktionell veränderlich wäre.

Am schwierigsten verständlich ist die Hemmung der Reflexe vom Gehirn aus und durch die anderen oben angeführten Umstände. Zunächst ist es zweifelhaft, ob die elektive Hemmung durch den Willen und die allgemeine durch die Setschenow'schen Hemmungscentra wirklich so verschiedene Vorgänge sind, als es nach den Versuchen scheint. Die Abtrennungs- und Reizungsversuche sind so roh, dass sie von den wirklichen Vorgängen nur eine höchst ungenaue Vorstellung geben. Möglicherweise sind auch die von den sogenannten Hemmungscentren ausgehenden Hemmungen im Grunde Unterdrückungen einzelner Reflexe, wie die durch den Willen, und nur ihr summarischer Wegfall oder ihre summarische Erregung durch unnatürliche Reizung bewirkt jene allgemeine und graduelle Erhöhung und Depression der Reflexthätigkeit. Ob der oben p. 412 erwähnte Shock nach Markdurchschneidungen von Reizung von Hemmungsfasern oder sonstiger Schädigung herrührt, weiss man nicht.

Die nächstliegende Annahme zur Erklärung der cerebralen Reflexhemmung wäre diejenige reflexhemmender Fasern, welche in alle Niveau's der grauen Substanz eintreten. Die Art ihrer Einwirkung auf die graue Substanz und die Ganglienzellen bleibt aber unverständlich. Eine andere Annahme (Goltz u. A.) meint, dass jede reflektorische Wirkung eines Centralorgans durch gleichzeitige andere centripetale Einwirkungen vermindert werde, wegen grösserer Inanspruchnahme der vorräthigen Kräfte des Organs, welche bis zur Erschöpfung, d. h. zum Versagen des Reflexes, gehen könne. Diese Vorstellung ist hergenommen von der reflexhemmenden Wirkung starker sensibler Reizungen (p. 417), und mittels derselben erklären Manche die Reflexsteigerung nach Abtrennung der Lobi optici aus dem Wegfall der durch diese Organe vermittelten Einwirkungen des Opticus und anderer Sinnesnerven auf das Rückenmark. Es ist sogar der Versuch gemacht worden, die Reflexhemmung ganz in Abrede zu stellen und auf Innervation antagonistischer Muskeln zurückzuführen (Schlösser).

Die p. 408 erwähnte Hyperästhesie könnte auf dem Wegfall der vom Gehirn kommenden Hemmungsfasern beruhen, welcher den Uebergang der sensiblen Erregung von den Wurzeln durch die graue Substanz auf die Längsfasern begünstigen könnte. Auch andere noch weniger wahrscheinliche Erklärungsversuche sind gemacht worden. Bemerkenswerth ist, dass nach halbseitigen Markdurchschneidungen auch im Hirngebiete Hyperästhesien auftreten (Nickell).

7. Die Lokalisirung der spinalen Centra.

Nach dem oben Gesagten enthält das Rückenmark die nächsten Centra für sämmtliche Organe des Rumpfes und der Extremitäten, und diese Centra sind theils zu reflektorischer, theils zu cerebraler Reizung bestimmt, lassen sich aber auch direkt durch die p. 418 genannten Reize in Aktion setzen. Im Allgemeinen liegen dieselben im Niveau des Ursprungs der betreffenden Nerven oder etwas höher; so dass z. B. Bewegungs-, Gefässverengerungs-, Gefässerweiterungs- und Schweisssekretionscentra einer Extremität nahe an gleicher Stelle sich finden. Direkte oder reflektorische Reizung des isolirten Rückenmarks setzt alle diese Thätigkeiten in Gang. Aus der speziellen Topographie der Niveaucentra kann angeführt werden, dass die Halsregion hauptsächlich für die Brustorgane, Athemmuskeln und obere Extremität bestimmt ist; an der Grenze zwischen Hals- und Brustmark liegen Centra für den Halssympathicus, dessen Bewegungs-, Gefäss- und Sekretionsfasern hauptsächlich zum Kopfe gehen (Centrum ciliospinale, Budge; vgl. auch unten beim Sympathicus); der Brusttheil scheint hauptsächlich ausser der Rippenmuskulatur die Baucheingeweide motorisch und vasomotorisch zu beherrschen (Ursprung des Splanchnicus); der Lendentheil die unteren Extremitäten und die Beckenorgane. Für den Sphinkter ani ist das Centrum beim Hunde am untern Drittel des 5. Lendenwirbels, beim Kaninchen zwischen 6. und 7. Lendenwirbel gefunden worden (Budge, Giannuzzi, Masius); für den Blasenverschluss unmittelbar darunter (Masius). Mit isolirtem Lendenmark können Hündinnen konzipiren und gebären (Goltz). Beim Menschen liegt das Centrum ano-vesicale im Sakralmark (Quincke & Kirchhoff, Sarbó).

II. Das Gehirn und seine Nerven.

1. Anatomische Vorbemerkungen.

Das Gehirn ist als eine obere Fortsetzung des Rückenmarks zu betrachten, welche jedoch im Bau mannigfach modifizirt ist. Diese Modifikationen führen zur Entstehung besonderer Organe, welche dem Rückenmark gegenüber in den oberen Wirbelthierklassen immer mächtiger hervortreten, bis beim Menschen das Rückenmark nur noch wie ein an Masse zurücktretender Anhang des Gehirns erscheint.

a. Allgemeines über die Fortsetzung der Rückenmarksbestandtheile.

Im Kopfmark oder verlängerten Mark*) ist, wie schon sein Name andeutet, die Rückenmarksformation noch ziemlich deutlich erhalten. Weiter

*) Vgl. p. 98, Anmerkung.

nach oben kann diese Formation nur noch an der Hand der Nervenursprünge verfolgt werden, da die Hirnnerven, mit Ausnahme des Olfactorius und des Opticus, eine Fortsetzung der Spinalnerven darstellen. Soweit die Rückenmarksformation verfolgt werden kann, pflegt man die Theile als Hirnstamm zu bezeichnen. Derselbe besteht aus gewissen Abschnitten des Kopfmarks und der Brücke.

Beim Uebergang des Rückenmarks in das Kopfmark bricht der Centralkanal im Calamus scriptorius nach hinten durch und bildet an der hinteren Oberfläche eine flache Grube, die Rautengrube. Die den Centralkanal umgebende graue Substanz des Rückenmarks begiebt sich gleichfalls zur hinteren Oberfläche und liegt nunmehr am Boden der Rautengrube, die bisherigen Hinterhörner nach aussen von der Fortsetzung der Vorderhörner. Die Auseinanderdrängung der Hinterhörner, welche dabei ein gestieltes Aussehen annehmen (Fig. 86), wird dadurch eingeleitet, dass in den stark zunehmenden Funiculi graciles und cuneati ebenfalls graue Kerne auftreten (Nucleus gracilis und cuneatus, Fig. 86), welche nach Vollendung der Bodenlagerung zwischen Vorder- und Hinterhornrest zu liegen kommen (Fig. 86, 87). Weiter nach oben werden die grauen Massen der Vorder- und Hinterhörner durch zerstreuter liegende sog. Kerne der Hirnnerven ersetzt. Dieselben erstrecken sich auch noch längs der vorderen, wiederum geschlossenen Fortsetzung des Centralkanals, nämlich des Aquaeductus Sylvii. Entsprechend der nunmehrigen Anordnung der grauen Substanz liegen die Ursprünge der motorischen Hirnnerven oder Hirnnervenwurzeln median von den sensiblen. Ein Theil des Vorderhorns wird durch die Pyramidenkreuzung vom Reste abgeschnürt (Fig. 86), und löst sich allmählich in Reticularformation auf, mit Ausnahme eines als Seitenkernstrang (*n. l.* Fig. 87, 88) bezeichneten kompakteren Restes.

Ausser den Fortsetzungen der grauen Substanz des Rückenmarks treten nun aber neue selbstständige graue Formationen auf, namentlich die Oliven, das Kleinhirn, die Vierhügel und die Sehhügel. Zu ihnen begeben sich zum Theil die weissen Longitudinalstränge des Rückenmarks, ausserdem aber tritt ein Theil der Hirnnerven, besonders der Opticus und Acusticus, zu ihnen in direkte Beziehungen, und weicht insofern von dem Schema der Spinalnerven wesentlich ab.

Die Fig. 86—88 (nach Schwalbe) erläutern das Verhalten der grauen Substanz im Kopfmark. Fig. 86 ist ein 6 mal vergrösserter Querschnitt durch die untere Pyramidenkreuzung am Uebergang zwischen Med. spinalis und oblongata; Fig. 87 und 88 4 mal vergrösserte Schnitte höher oben, im Gebiete der oberen Pyramidenkreuzung und durch die Mitte der Oliven.

Von den weissen Rückenmarkssträngen gehen zunächst die Pyramiden-Vorder- und -Seitenstrangbahnen in die vorn (unten, ventral) gelegenen Pyramiden des Kopfmarks über, nachdem letztere sich bündelweise gekreuzt haben (Fig. 86), wobei sie steil nach vorn umbiegen („untere“

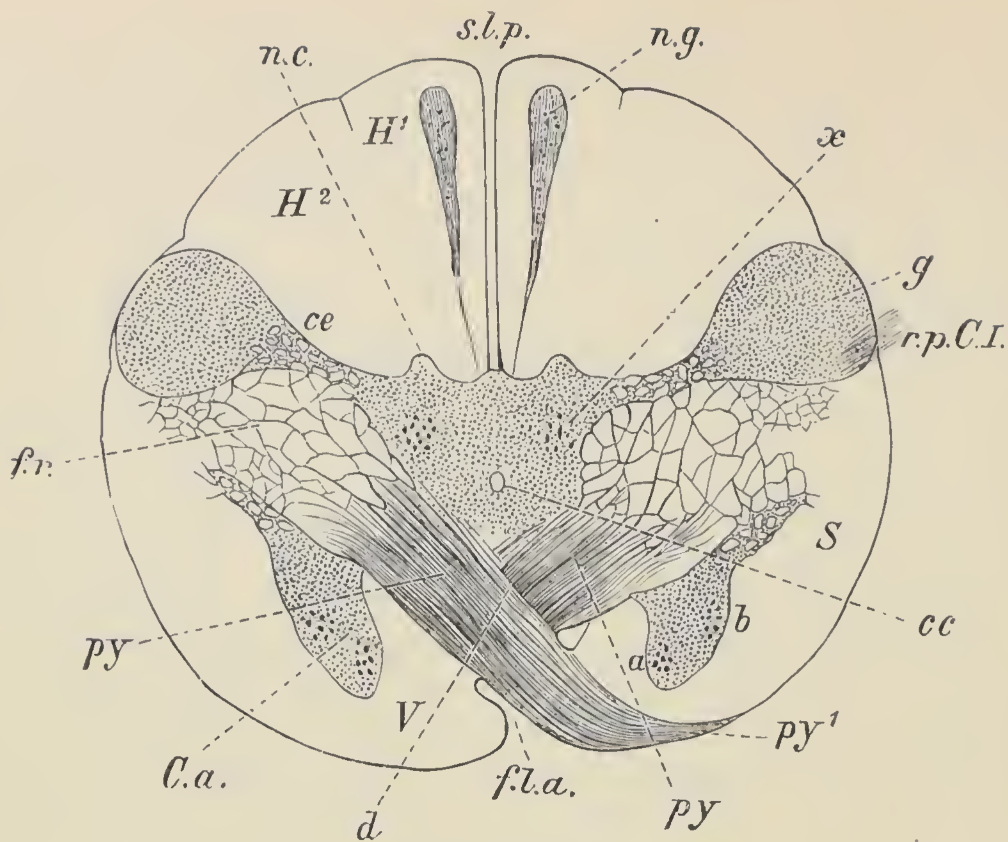


Fig. 86.

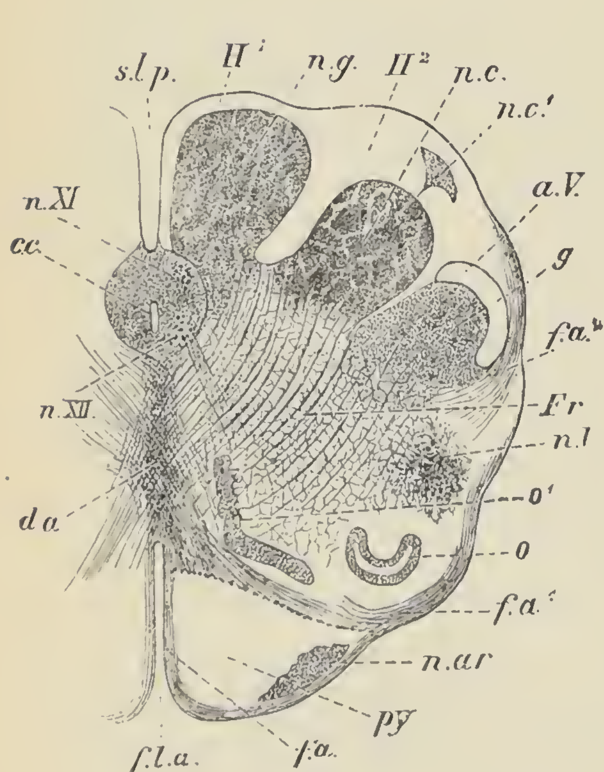


Fig. 87.

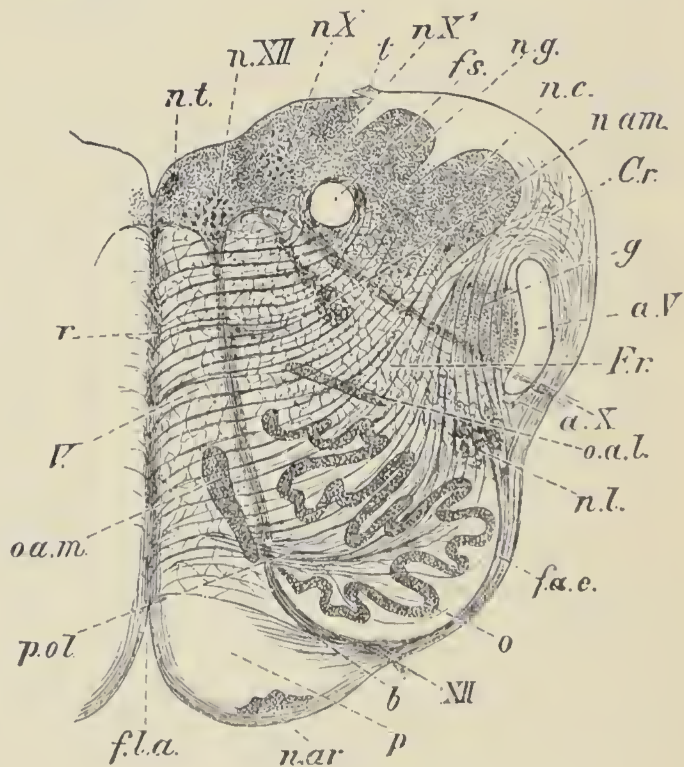


Fig. 88.

cc Centralkanal. *f.l.a.* Fissura longitudinalis anterior. *s.l.p.* Sulcus longit. post. *g* Kopf und *ce* Hals des Hinterhorns. *n.g.* Nucleus funiculi gracilis. *n.c.* Nucleus funiculi cuneati. *n.c'.* Nucleus ext. funic. cuneati. *C.a.* Vorderhorn. *n.l.* Nucleus funiculi lateralis. *n.ar.* Nucleus funiculi anterioris. *o.* Olive (in Fig. 87 beginnend). o^1 und *o.a.m.* Innere Nebenolive. *o.a.l.* Aeussere Nebenolive. H^1 Funiculus gracilis. H^2 Funiculus cuneatus. *S* Seitenstrang. *V.* Vorderstrang. *d* Decussatio pyramidum. *p, py,* py^1 Pyramidenstrang und Pyramidenbündel. *X, XI, XII* N. vagus, accessorius und hypoglossus, *n.X, n.XI, n.XII* deren Kerne. *a.V.* Aufsteigende Trigeminuswurzel. *C.r.* Corpus restiforme. *f.s.* Solitäres oder sog. Respirationsbündel des N. vagus. *r.* Raphe. *f.a., f.a.e.,* $f.a^1$, $f.a^2$ Fibrae arciformes. *F.r.* Formatio reticularis.

Pyramidenkreuzung). Die Pyramidenkreuzung stellt gleichsam eine mächtige Entwicklung des Systems der vorderen Kommissur dar, und es ist individuell sehr verschieden, wieviel Pyramidenfasern hier oben schon sich kreuzen und in die Seitenstränge übergehen, und wieviel zunächst in den Vordersträngen bleiben und erst weiter unten in der vorderen Kommissur Kreuzung und Uebergang in die Seitenstränge vollziehen (vgl. p. 401). Weiter aufwärts gehen die Pyramidenfasern durch die Brücke in die Grosshirnstiele über; während des Verlaufs durch die Brücke werden sie durch die Einschiebung transversaler, vom Kleinhirn stammender Fasern immer mehr zerklüftet (Reticulärformation), und zugleich durch Umbiegung und Beimischung eines Theiles dieser Fasern bedeutend verstärkt. Die Pyramidenbahnen sind also Bahnen zum (resp. vom) Grosshirn, und die Mächtigkeit der Pyramiden, sowie der entsprechenden ventralen Hirnstielabtheilung (Hirnschenkelfluss, Basis pedunculi) geht in der Thierreihe ungefähr der Entwickelung des Grosshirns parallel.

Die Kleinhirn-Seitenstrangbahnen gehen durch das Corpus restiforme in den Pedunculus cerebelli über und endigen wahrscheinlich grösstentheils in der Kleinhirnrinde.

Die Funiculi graciles und cuneati mit ihren grauen Kernen (s. oben) nehmen äusserlich, median von den vorigen, denselben Verlauf in die Pedunculi cerebelli, scheinen aber nicht wirklich mit ihren Fasern in das Kleinhirn überzugehen. Die Zellen dieser Kerne werden von den Endbüscheln aufsteigender sensibler Fasern erreicht, und scheinen Nervenfortsätze bis zur Grosshirnrinde zu entsenden.

Die Reste des Vorderseitenstrangs lassen sich im Kopfmark über den Pyramiden, medial von den Oliven, in die Brücke, und weiter in die Haube des Hirnstiels (Tegmentum pedunculi) verfolgen, durch welche sie in den Sehhügel eintreten; ein Theil kommunizirt durch die sog. untere Schleife mit den hinteren Vierhügeln.

Als Haubenregion bezeichnet man, im Gegensatz zur ventralen oder Pyramidenregion, die dorsale Abtheilung des Hirnstammes, d. h. des Kopfmarks, der Brücke, der Pedunculi (Haube im engeren Sinne) und die Regio subthalamica. Sie enthält demnach die Fortsetzungen des Rückenmarksgraus am Boden der Rautengrube und um den Aquaeduct, und verschiedene andere graue Massen, wie die Oliven, die grauen Massen der Formatio reticularis der Brücke, die sog. oberen Oliven, den Haubenkern, das Corpus subthalamicum und die graue Bodenkommissur (Corpora mamillaria, Tuber cinereum). Bau und Verbindungen dieser Theile, über welche noch wenig Uebersichtliches gesagt werden kann, müssen hier übergangen werden.

b. Speziellerer Ursprung der Hirnnerven.

Von den grauen Kernen der Hirnnerven (s. oben) liegen die des 12., 11., 10., 9. und theilweise des 8. im Bereich des Kopfmarks, die des 8. (zum Theil), des 7., 6. und 5. im Bereich der Brücke, die des 4., 3. und

zum Theil des 2. im Mittelhirn (Vierhügel, Aquaeduct). Die erstgenannten Kerne sind, soweit der Centralkanal noch geschlossen ist, noch als vordere (Hypoglossus) und hintere (Accessorius vagi), oberhalb des Calamus dagegen (vgl. oben) als mediale (Hypoglossus) und laterale (Accessorius, Vagus, Glossopharyngeus, Acusticus) angeordnet. Die sensiblen Hirnnerven haben ihre Ursprungszellen (p. 405) zum Theil in den äusseren Ganglien, welche den Spinalganglien völlig entsprechen; die sog. sensiblen Kerne scheinen die Analoga des Nucl. gracilis und cuneatus (s. oben) zu sein.

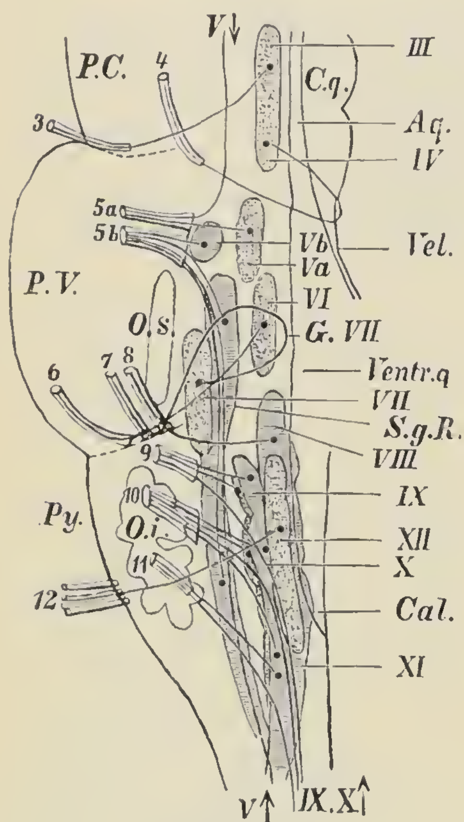


Fig. 89.

Fig. 89 stellt schematisch die Lage der Kerne im durchsichtig gedachten Centralorgan, von der Seite gesehen, dar; die medialen motorischen sind punktirt, die lateralen sensiblen schraffirt dargestellt. Die Kerne sind mit den Nummern ihrer Nerven (römisch) bezeichnet, ebenso die Nerven selbst (arabisch), in denen jede Fasergattung nur durch Eine Linie bezeichnet ist. Ferner bedeutet *P. C.* Pedunculus cerebri, *C. q.* Corpora quadrigemina, *Vel.* Velum medullare, *P. V.* Pons Varolii, *Ventr. q.* Ventriculus quartus, *Aq.* Aquaeductus Sylvii, *Cal.* Calamus scriptorius, *Py.* Pyramide, *O. s.*, *O. i.* Oliva sup. und inf.

1. Hypoglossus (*XII.*). Er entspringt aus einem langgestreckten Kern mit Zellen nach Art derjenigen der Vorderhörner, welcher anfangs vor dem Centralkanal (Fig. 87) vom Calamus ab median dicht unter dem Boden der Rautengrube liegt (Fig. 88, 89). Andere behauptete Ursprünge von Hypoglossusfasern, sowie theilweise Kreuzung sind noch streitig. Beim Frosche ist der Hypoglossus erster Spinalnerv.

2. Accessorius (*XI.*). Die spinale Abtheilung (Accessorius spinalis) entspringt aus dem Vorderhorn und Seitenhorn des ganzen Halsmarks, die Fasern verlaufen eine Strecke im Seitenstrang aufwärts und treten in einer Anzahl von Fäden zwischen den vorderen und hinteren Cervikalwurzeln aus. Die obere Abtheilung (Accessorius vagi) entspringt zuerst aus der grauen Substanz hinter dem Centralkanal (Fig. 87), dann aus dem gemeinsamen Kern der folgenden Nerven in der Ala cinerea.

3. Vagus (*X.*) entspringt (zu einem kleinen Theil gekreuzt) aus einem lateralen, unter der Ala cinerea liegenden sensiblen Kern (*N. X*, Fig. 88, *X*, Fig. 89). Ventral von diesem liegen vereinzelte grössere Zellen, von denen ein Theil der Fasern entspringt und welche Einige als motorischen Vaguskern auffassen. Das Ganglion vagi entspricht den Spinalganglien.

4. Glossopharyngeus (*IX.*), beim Frosche ein Ast des Vagus, entspringt, ebenfalls zum Theil gekreuzt, aus einer unmittelbar an die sensiblen und motorischen Vaguskerne sich anschliessenden oberen Fortsetzung derselben. Ein Theil der Fasern entspringt aus einem aus dem Halsmark aufsteigenden, bis an den

Phrenicusursprung verfolgbaren Bündel (Funiculus respiratorius s. solitarius, *f. s.*, Fig. 85, *IX*↑ Fig. 89), welches auch an den Vagus Fasern abgiebt. Auch der Glossopharyngeus hat ein Spinalganglion.

5. Acusticus (*VIII.*), entspringt mit einer hinteren, feinfaserigen und einer vorderen Wurzel mit stärkeren Fasern. Erstere setzt sich aus zwei Bündeln zusammen, welche den Pedunculus cerebelli zwischen sich nehmen; das äussere derselben ist im Wesentlichen die Fortsetzung der sog. Striae acusticae, welche quer über den Boden der Rautengrube laufen, und deren centraler Ursprung unbekannt ist; das innere entspringt aus dem in der Gegend des Tuberculum acusticum liegenden Hauptkern des Acusticus. Die vordere Wurzel empfängt einen Theil ihrer Fasern durch den Pedunculus cerebelli (Corpus restiforme) aus dem Kleinhirn, die übrigen aus einem zweiten, lateralen Acusticuskern, mit grösseren Zellen als der Hauptkern; wahrscheinlich aber stammen diese Fasern gekreuzt aus dem Lateralkern der gegenüberliegenden Seite. Der Nervus intermedius Wrisbergii, welcher wesentlich dem Facialis zugehört (er enthält dessen sekretorische und Geschmacksfasern, besonders also die Fasern der Chorda tympani, Vulpian), entspringt wahrscheinlich aus einem dritten sog. Acusticuskern, lateral von der vorderen Wurzel gelegen. Das Spinalganglion des Ram. cochleae ist das sog. Ganglion spirale in der Scala ossea der Schnecke; seine Zellen haben den embryonalen bipolaren Typus (van Gehuchten, vgl. p. 403); das Spinalganglion des Ram. vestibuli ist noch nicht sicher festgestellt.

6. Facialis (*VII.*) und

7. Abducens (*VI.*) entspringen aus grosszelligen Kernen vor den Striae acusticae; der Facialiskern liegt mehr in der Tiefe, als der Acusticuskern, welcher letztere nach vielen Autoren auch dem Facialis Fasern abgiebt. Die Angabe, dass der Facialis auch absteigende Fasern durch den Pedunculus cerebri aus dem Grosshirn empfängt, wird bestritten. Der Facialis steigt zuerst dorsalwärts und bildet dann, ventral umbiegend, das sog. innere Knie (*G. VII*, Fig. 89); sein Austritt erfolgt zum Theil gekreuzt, der Abducens kreuzt sich dagegen nicht, wie Exstirpationsversuche bestätigen (Gudden).

8. Trigeminus (*V.*). In der Austrittsebene des Trigeminus liegen, unter dem vorderen Theil des Bodens der Rautengrube, entsprechend der sog. Substantia ferruginea (deren pigmentirte Ganglienzellen übrigens mit dem Trigeminusursprung Nichts zu thun haben), zwei Trigeminuskerne, ein mehr medialer motorischer (*Va*, Fig. 89) mit grossen Ganglienzellen, und ein mehr lateraler sensibler (*Vb*) mit kleinen Zellen. Die kleinere motorische Wurzel *5a* des Trigeminus entspringt zum Theil aus dem motorischen Kern (von diesen Fasern scheint ein Theil gekreuzt zu sein), zum Theil aber aus dem sog. absteigenden Trigeminusbündel (*V*↓, Fig. 89); sein Ursprung reicht längs des Aquaeducts bis an die oberen Vierhügel hinauf, und besteht aus vereinzelten blasenförmigen Ganglienzellen. Die grössere sensible Wurzel *5b* hat 3 Ursprünge: a) grösstentheils aus der sog. aufsteigenden Trigeminuswurzel (*a. V*, Fig. 87, 88, *V*↑, Fig. 89), welche sich längs der Hinterhörner bis in die Mitte des Halsmarks verfolgen lässt, mit unbekanntem Ursprung, vielleicht aus der Subst. gelatinosa Rolandi (p. 401), welche ihr dicht anliegt (*S. g. R.*, Fig. 89); sie entspricht anscheinend den absteigenden Zweigen der sensiblen Spinalnerven (p. 404); b) aus dem sensiblen Kern; c) aus dem Kleinhirn durch den Bindearm (Proc. cerebelli ad corpora quadrigemina). Die sensible Wurzel hat ein Spinalganglion (G. Gasseri).

9. Trochlearis (*IV.*) und

10. Oculomotorius (*III.*) entspringen aus grosszelligen Kernen der hinteren und mittleren Vierhügelgegend am Aquaeduct (*III.*, *IV.*, Fig. 89). Während der Oculomotorius, den Pedunculus durchbohrend, an dessen unterer Fläche dicht an der Brücke austritt, geht der Trochlearis nach oben, durchbohrt das Dach des Aquaeductus, sich dabei kreuzend, und schlingt sich, ähnlich dem Tractus opticus, um den Pedunculus herum nach unten. Nach Reizversuchen (Exner) soll aber diese äussere Kreuzung, welche in ihrer Vollständigkeit fast ohne Analogie ist, nur scheinbar sein; dagegen wird sie auf Grund von Exstirpationsversuchen aufrecht erhalten (Gudden).

11. Opticus (*II.*). Der Tractus opticus entspringt theils vom äusseren Kniehöcker und dem Sehhügel, theils vom inneren Kniehöcker und dem vorderen Vierhügelganglion. Um die Pedunculi cerebri herumbiegend, bilden die Tractus das Chiasma, in welchem beim Menschen eine halbe, bei Thieren eine halbe bis totale Kreuzung stattfindet. Ein Theil der Tractusfasern geht am hinteren Rande des Chiasma von einer Seite auf die andere über, bildet also eine blosse Kommissur beider Seiten, wahrscheinlich der inneren Kniehöcker. Das Spinalganglion wird durch gewisse Netzhautelemente repräsentirt (s. unter Sehorgan).

12. Olfactorius (*I.*). Der Tractus olfactorius des Menschen stellt ein sehr reduzirtes Analogon des Riechlappens der Thiere dar, ist also ein besonderer Grosshirntheil, von welchem die Nervi olfactorii (jederseits etwa 20) entspringen, und auf dessen komplizirten Bau hier nicht eingegangen werden kann. Zusammenhänge sind nachgewiesen: mit der Rinde des Gyrus uncinatus und Gyrus cinguli, mit dem Mark des Stirnlappens und mit der vorderen Grosshirnkommissur.

c. Selbstständige graue Massen des Hirnstamms.

Die p. 423 erwähnten grauen Massen, welche nicht als Fortsetzungen des Rückenmarksgraus betrachtet werden können, sind in ihrem Bau und ihren Verbindungen so verwickelt und zum Theil noch dunkel, dass hier nur einige Andeutungen, und nur über die hauptsächlichsten dieser Körper, gegeben werden können.

1. Die Oliven und Nebenoliven (Fig. 87 und 88) sind graue Massen des Kopfmarks, welche hauptsächlich durch die Corpora restiformia mit dem Kleinhirn in Verbindung stehen.

2. Die grauen Massen des Kleinhirns bilden theils die Rinde desselben, theils eine Anzahl centraler Kerne (Nucleus dentatus, Embolus, Kugelkern, Dachkern). Die Rinde besteht hauptsächlich aus einer inneren Körnerschicht, an welche nach aussen sich eine einfache Lage grosser keulenförmiger Ganglienzellen (Purkinje'sche Zellen) anschliesst, welche einen Axencylinderfortsatz in die Tiefe, verzweigte und dicht mit Börstchen besetzte Protoplasmafortsätze nach der Oberfläche aussenden; die oberflächlichste graue Schicht ist feinkörnig und enthält ausser den eben genannten Fortsätzen eine Lage feiner Nervenfasern und vereinzelte kleine Zellen. Die centralen Kerne enthalten ebenfalls multipolare Ganglienzellen, die grössten im Kugel- und Dachkern. In das Kleinhirn sind ausser den Kleinhirnseitensträngen (p. 405, 425) hauptsächlich verfolgt: die Brückenschenkel und die

Corpora restiformia zur Rinde, die Bindearme und die mit ihnen gehende Trigeminuswurzel zum Nucleus dentatus und (zweifelhaft) zur Rinde, die innere Abtheilung der Kleinhirnstiele und die Kleinhirnwurzel des Acusticus zum Dachkern.

3. Die Vierhügel enthalten graue Massen: a) in der Umhüllung des Aquaeducts (Kerne verschiedener Hirnnerven, s. oben); b) die hinteren Vierhügelganglien; sie stehen in Verbindung: durch die untere Schleife mit Vorderseitenstrangfasern (p. 425), ferner durch die sog. Seitenarme mit der zur Vierhügelformation zu rechnenden grauen Substanz des inneren Kniehöckers; weitere Verbindungen sind zweifelhaft; c) die komplizirter gebauten vorderen Vierhügelganglien, welche hauptsächlich mit dem Tractus opticus, wahrscheinlich auch mit den Kernen der motorischen Augennerven, ferner durch die obere Schleife mit der Haubenregion, endlich wahrscheinlich mit der Grosshirnrinde in Verbindung stehen.

4. Die Sehhügel enthalten folgende graue Massen: a) die graue Umgebung des dritten Ventrikels mit der Commissura mollis, b) die grauen Kerne des eigentlichen Sehhügels; c) die graue Substanz des äusseren Kniehöckers. Verbindungen sind nachgewiesen: zur Haubenregion, zum Sehnerven und zu zahlreichen Theilen der ganzen Grosshirnrinde.

d. Das Grosshirn.

Die Grosshirnrinde bildet einen in Gestalt der Sulci und Gyri gefalteten äusseren Mantel, welcher verschiedene Schichten unterscheiden lässt. Auf eine äussere zellenarme Schicht, welche zu äusserst aus einem dichten Plexus feiner markhaltiger Nervenfasern besteht, folgt eine Schicht kleiner, und dann eine solche grosser Pyramidenzellen, d. h. keulenförmiger, senkrecht zur Oberfläche gestellter multipolarer Ganglienzellen (die grössten bis $^1/_8$ mm Länge), welche einen Axencylinderfortsatz in die Tiefe, und Protoplasmafortsätze nach den Seiten aussenden; letztere sind dicht mit feinen Seitenbörstchen besetzt. Zu innerst folgt, an das Mark grenzend, eine Schicht kleiner körnerartiger Zellen. Die Ausbildung und Anordnung dieser Schichten zeigt in den einzelnen Rindenregionen lokale Verschiedenheiten. Die sog. Vormauer (Claustrum, *V* in Fig. 90) ist nur ein abgeschnürter Rindentheil.

Bei den niederen Wirbelthieren, und bei allen im ersten Embryonalstadium, stellt das Grosshirn eine paarige Ausstülpung der vorderen Hirnblase dar, welche das übrige Gehirn an Mächtigkeit kaum übertrifft. Bei den Reptilien und Vögeln gewinnt es eine stärkere Ausbildung, wie sich namentlich durch Vergleichung mit dem der Körpermasse ungefähr proportional bleibenden Mittelhirn (Vier- und Sehhügel) ergiebt, und beginnt letzteres zu überwachsen. Bei den Säugethieren setzt sich dieser Vorgang fort, und es entwickeln sich nun die Kommissurensysteme des Balkens (den Monotremen und Marsupialien noch fehlend) und des Gewölbes. Ferner knickt sich das Gehirn gegen das Rückenmark nach vorn um. Vor Allem

aber nimmt die relative Menge der grauen Substanz, sowohl in den Hirnganglien (Streifenhügel und Linsenkern), als namentlich in der Rinde mächtig zu, indem letztere, durch Faltung zu Furchen und Windungen, mehr Oberfläche und dadurch mehr Raum für graue Substanz gewinnt. Unter den Furchen ist die Fossa Sylvii, welche seitlich und unten den Schläfenlappen vom Stirnlappen trennt, die konstanteste, bei vielen Säugethieren (Mus, Talpa, Sorex, Chiropteren) ist sie die einzige; andere (Lepus, Cavia, Castor etc.) zeigen ausserdem einige longitudinale Furchen und Gyri an der Konvexität. Auf einer höheren Stufe (Canis) wird die Fossa Sylvii von drei koncentrischen Furchen umzogen und dadurch vier Urwindungen (vgl. unten Fig. 93) gebildet, aus deren Rinde die Pyramidenfasern (p. 425) hervorgehen, und in welchen auch die sensiblen Fasern aus dem Nucleus gracilis und cuneatus (p. 425) sowie Fasern aus dem Kleinhirn zu enden scheinen. Zugleich tritt am Vorderhirn eine quere Furche auf, die von der oberen Längsspalte ausgeht (Fossa Rolandi oder Sulcus cruciatus, Fig. 92) und von der vierten Urwindung umbogen wird. Bei vielen anderen windungsreicheren Säugethierhirnen sind die Urwindungen schwerer zu erkennen. Auf die komplizirten Windungen des menschlichen Gehirns und ihre Benennung kann hier nicht eingegangen werden. Die höchste Entwicklung erreicht das Grosshirn bei den anthropoiden Affen und namentlich beim Menschen, sowohl durch Gewicht und Windungsreichthum, wie namentlich durch die Entwicklung eines das Kleinhirn völlig bedeckenden Hinterhauptslappens.

Die Markmassen des Grosshirns lassen folgende Formationen unterscheiden:

1. Die im Allgemeinen radialen Verbindungen zwischen der Rinde und den tieferen Gebilden, das sog. Stabkranzsystem. Die Fasern des Hirnschenkelfusses treten zwischen Sehhügel und Linsenkern, durch die sog. innere Kapsel (*c. i.*, Fig. 90) in das Hemisphärenmark ein, und bilden den Stabkranz; sie enthalten hauptsächlich die Pyramidenfasern und die ihnen beigemischten Fasern aus dem Kleinhirn (s. oben). Ferner ist die Grosshirnrinde mit dem Sehhügel sowohl durch Fasern der inneren wie durch solche der äusseren Kapsel verbunden (letztere zur Insel gehend). Auch zur Haube sind Verbindungen nachgewiesen. Endlich sind wahrscheinlich, aber nicht sicher, Verbindungen zwischen Rinde und Grosshirnganglien (Linsenkern und Streifenhügel) vorhanden. Diese letzteren kommuniziren ihrerseits mit dem Hirnschenkelfuss, und zwar der Linsenkern direkt, der Streifenhügel wahrscheinlich durch Vermittelung des Linsenkerns, und zwar der beiden inneren, auch als Globus pallidus bezeichneten Glieder desselben. Seitdem ihre Verbindungen mit der Rinde zweifelhaft geworden sind, werden die Grosshirnganglien, etwa mit Ausnahme des Globus pallidus, meist als isolirte Homologa der Rinde selbst aufgefasst.

2. Die Verbindungen von Rindenbezirken unter einander. Man unter-

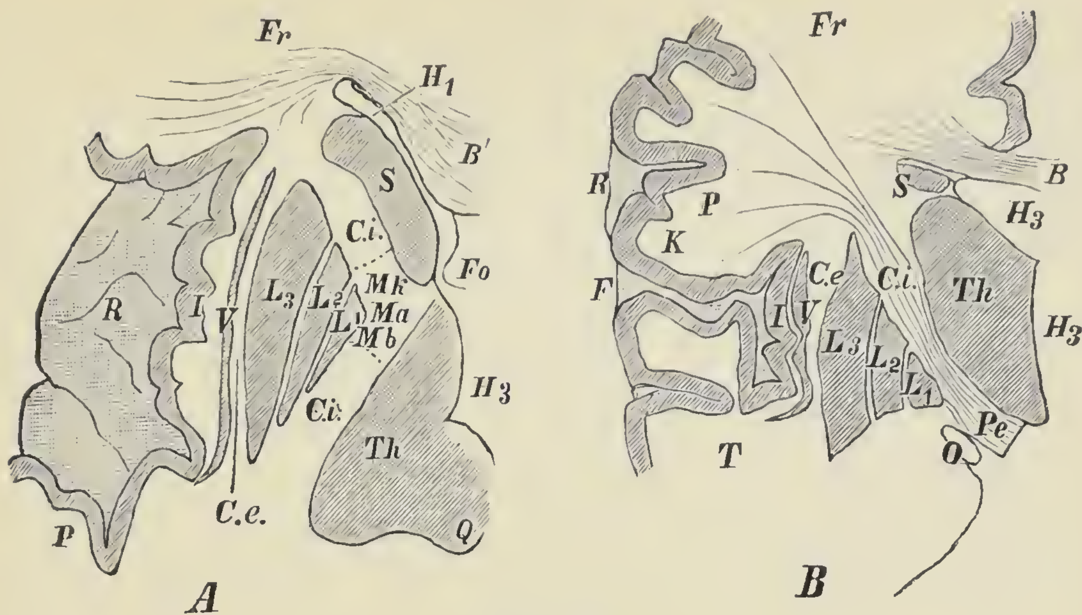


Fig. 90.

A Horizontalschnitt, *B* Frontalschnitt durch die linke Hemisphäre in der Gegend der Grosshirnganglien. *R* Von der Oberfläche gesehene, nicht durchschnittene Hirntheile. *F* Fossa Sylvii. *I* Insula Reilii. *K* Klappdeckel. *V* Vormauer. *Fr* Mark des Stirnlappens, *P* des Scheitellappens. *T* des Schläfenlappens. *C.e.* Aeussere Kapsel. *C.i.* Innere Kapsel. *Pe* Fuss des Pedunculus. H_1 Seitenventrikel. H_3 Mittlerer Ventrikel. *B* Balken. *B'* Balkenknie. *Fo* Fornix. *S* Streifenhügel. $L_{1, 2, 3}$ Die 3 Glieder des Linsenkerns. *Th* Thalamus. *Q* Vierhügel. *O* Tractus opticus. *Mk*, *a*, *b* Motorische Bahnen für Kopf, Arm und Bein im Knie der inneren Kapsel.

scheidet: a) unilaterale Verbindungen verschiedener Rindengebiete, sog. Associationssysteme (Fig. 91, 5); b) bilaterale Verbindungen symmetrisch gelegener, vielleicht auch unsymmetrischer Rindengebiete, sog. Kommissurenfasern (Fig. 91, 6), durch den Balken und die Commissura anterior verlaufend.

c. Allgemeines Schema der Centralorgane.

Aus den vorstehenden Angaben ergiebt sich, dass sämmtliche Nerven aus einer grauen Substanz entspringen, welche sich vom unteren Rückenmarksende bis an das vordere Ende des dritten Hirnventrikels verfolgen lässt, und welche wegen ihrer räumlichen Beziehung zum Centralkanal und dessen Fortsetzungen als centrales Höhlengrau bezeichnet wird; in dieselbe treten die Ausläufer der aus den Spinalganglien entspringenden sensiblen Nerven ein. Sie bildet das nächste Reflexcentrum der Nerven, ist aber zugleich Durchgangsstation für die Leitung zu den höheren Centren und zur Hirnrinde. In Fig. 91 ist das Höhlengrau durch *HH* repräsentirt, der obere Theil, welcher den isolirten Kernen der Hirnnerven entspricht, ist vom Spinaltheil abgetrennt. (Die Theilung des Höhlengraus ist eine schraffirte und eine punktirte Abtheilung, sowie die schwarzen Punkte an den Enden der sensiblen Nerven hat sich der Leser fortzudenken.) Die Verbindung des Höhlengraus mit der Hirnrinde (*R*) geschieht für die motorischen Bahnen hauptsächlich direkt durch die Pyramidenbahnen (2), für die

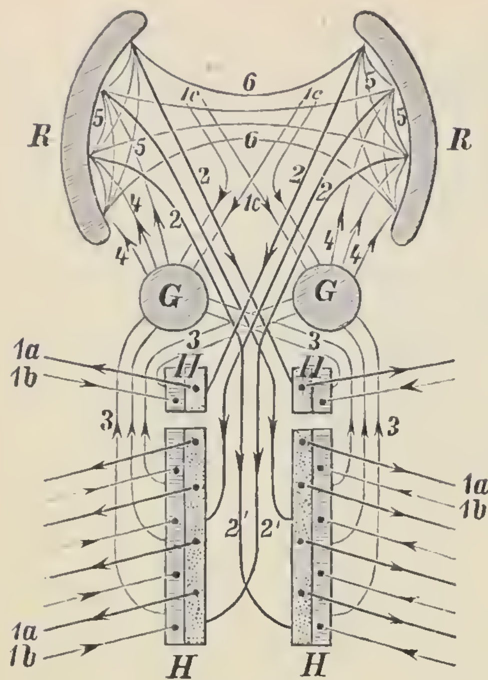


Fig. 91.

sensiblen anscheinend grösstentheils durch Vermittlung des sog. Ganglіengraus (Thalami, Theile des Kleinhirns etc., *G* in der Fig.), welches seinerseits hauptsächlich mit dem hinteren Theile der Rinde verbunden ist (*4*), während die Pyramidenbahnen mehr vorn entspringen. Die Verbindung zwischen Röhren- und Ganglіengrau (*3*) ist zum Theil gekreuzt, die Pyramidenbahnen (*2*) dagegen vollständig, zum Theil (*2'*) erst im Bereich des Rückenmarks. Die äusseren Nerven (motorische *1a*, sensible *1b*) erleiden zum Theil peripherisch vom Röhrengrau Kreuzungen (p. 403f., 426f.), durch welche sich innere Kreuzungen wieder aufheben können. Die direkt aus dem Ganglіengrau entspringenden Nerven (als deren Repräsentant der theilweise gekreuzte Opticus dargestellt ist, *1c*) haben anscheinend kein Höhlengrau.

Die vorstehende Schematisirung ist natürlich äusserst unvollständig, und beschränkt sich auf einige Hauptpunkte.

2. Die Funktionen der Hirnnerven.

Die Physiologie der Hirnnerven ist schon grossentheils in anderen Kapiteln erörtert, oder kommt bei den Sinnesorganen zur Sprache, so dass es sich hier nur um eine übersichtliche Zusammenstellung handelt. Es ist schon erwähnt, dass die Hirnnerven nur zu einem geringen Theile gemischte sind wie die Rückenmarksnerven. Die rein motorischen besitzen eine recurrirende Sensibilität (p. 406), welche nach Durchschneidung des Trigeminus fast ganz wegfällt, also grösstentheils von dessen Fasern herrührt; der Rest stammt vom Vagus her.

Jedoch degeneriren nach Durchschneidung des Oculomotorius auch die nachweisbar vorhandenen sensiblen Fasern der Augenmuskeln (Sherrington).

1. *Hypoglossus,* der motorische Nerv für sämmtliche Zungenmuskeln, also auch für die Sprache; ferner versorgt er die meisten zum Zungenbein gehenden Muskeln. Durch seinen Ramus descendens empfängt er auch sensible Fasern aus dem 1. Cervikalnerven (Ansa hypoglossi), so dass die Zunge nach Durchschneidung des Trigeminus und Glossopharyngeus noch einen Rest von Empfindlichkeit behält.

2. und 3. *Vagus* und *Accessorius Willisii* bilden zusammen einen gemischten Nerven. Der äussere Ast des Accessorius ist rein moto-

risch und versorgt den Sternocleidomastoideus und Cucullaris, der innere, mit dem Vagus sich vereinigende soll die centrifugale Wurzel des Vago-Accessorius bilden, während der Vagus selbst die centripetale Wurzel darstelle (BISCHOFF, LONGET u. A.). Ausziehen des Accessorius aus dem Gehirn soll nämlich sämmtliche centrifugale Wirkungen des Vagus lähmen; dies wird jedoch, namentlich für die Kehlkopfäste, vielfach bestritten; auch werden umgekehrt von Einigen dem Accessorius die centripetalen Athmungswirkungen zugeschrieben, was von Anderen bestritten wird.

Die meist schon besprochenen Wirkungen des Vagus erstrecken sich auf sehr zahlreiche Organe, und sind hier kurz zusammengestellt.

a. Cirkulationsapparat: Hemmungs- und nach Einigen auch Beschleunigungsfasern für das Herz; angegeben werden auch vasomotorische Fasern für die Bauchgefässe (ROSSBACH & QUELLHORST) und für die Lungengefässe (von O. FREY u. A. widerlegt, für den Frosch anscheinend richtig, COUVREUR) und gefässerweiternde Fasern für die Nieren (BERNARD). Auch eine trophische Wirkung auf das Herz (fettige Entartung nach Durchschneidung, EICHHORST) wird behauptet, von Anderen aber auf die Inanition wegen der Schlucklähmung zurückgeführt (KNOLL). Auch die sensiblen Fasern des Herzens werden dem Vagus zugeschrieben. Regulatorische (pressorische und depressorische) Fasern für das Gefässcentrum und das Herzhemmungscentrum.

b. Athmungsapparat: Motorische Fasern für den Kehlkopf im Recurrens und für den Cricothyreoideus im Laryngeus superior, ferner für die Bronchialmuskeln. Sensible Fasern für Kehlkopf, Luftröhre, Lungen. Diese Fasern haben zugleich die bei der Athmung erörterte regulatorische Wirkung auf das Athmungscentrum. Die Lähmung der Kehlkopfinnervation in Verbindung mit der Schlucklähmung ist die Ursache der Lungenentzündung nach Durchschneidung beider Vagi.

c. Verdauungsapparat und Baucheingeweide: Motorische Fasern für Gaumen (Levator palati), Schluckapparat (zum Theil im Recurrens) und Magen, nach Einigen auch für Darm und Uterus. Hemmungsfasern für die erstgenannten Apparate. Sekretorische Fasern für Magen und (zweifelhaft) Nieren. Sensible Fasern für Schlundkopf, Schlund und Magen. Reflektorische Fasern (wahrscheinlich mit den vorigen identisch) für die Speichelsekretion; ferner reflektorisch hemmende Fasern für die Pankreassekretion, und die angeblich zur Zuckerbildung in der Leber in Beziehung stehenden. Zu erwähnen ist, dass centrale Reizung der Vagi zuweilen Erbrechen macht.

Die Erregbarkeit der einzelnen Vagusfasern, oder wohl richtiger ihrer Endorgane, ist verschieden; bei Reizung des peripherischen Endes tritt die Kontraktion der Kehlkopfmuskeln schon bei schwächerer Erregung ein, als die verlangsamende Wirkung auf das Herz (Rutherford); über die antagonistischen Kehlkopffasern s. p. 286; bei Reizung des centralen Endes ermüden die athmungsbeschleunigenden Fasern schneller als die verlangsamenden (Burkhart). Die Hemmungsfasern sind zuweilen sehr ungleich auf beide Vagi vertheilt (p. 96).

4. *Glossopharyngeus*, ein gemischter Nerv, der indess nur wenige motorische Fasern für den Levator palati mollis, Azygos uvulae, Constrictor faucium medius und Stylopharyngeus enthält. Die übrigen Fasern sind centripetal und vermitteln theils die Tastempfindungen, zum grössten Theil aber die Geschmacksempfindungen, des weichen Gaumens und der Zungenwurzel; für letztere wirkt er auch gefässerweiternd. Sein Wirkungsgebiet vermischt sich zum Theil mit dem des Vagus, wie ja auch die Kerne und die Austrittsbündel beider Nerven kaum sicher trennbar sind.

5. *Acusticus*; über seine Funktionen s. das Gehörorgan.

6. *Facialis*, ein hauptsächlich centrifugaler Nerv. Die motorischen Fasern versorgen vor Allem die Gesichtsmuskeln (Orbicularis palpebrarum und oris, Zygomatici, Levator alae nasi, Corrugator supercilii, Platysma, äussere Ohrmuskeln etc., so dass er der mimische Nerv ist. Seine Lähmung macht das Lachen, Pfeifen, den Lidschluss, die respiratorische Nasenflügelbewegung unmöglich (letztere ist für manche Thiere unentbehrlich); halbseitige Lähmung verzerrt das Gesicht nach der gesunden Seite (vgl. p. 417). Ausreissen aus dem Foramen stylomastoideum bei jungen Thieren zieht eine Verkrümmung des Schädels nach der verletzten Seite nach sich (Brown-Séquard, Schauta), welche vermuthlich von Zurückbleiben des Wachsthums wegen Muskelatrophie herrührt. Ausserdem enthält der Nerv motorische Fasern für einige Gaumenmuskeln (neuerdings bestritten, Horsley, Turner, Réthi), den Stylohyoideus und den hinteren Bauch des Digastricus, endlich für den Stapedius (diesen wird die zuweilen bei Facialislähmung beobachtete Hyperästhesie des Hörapparates zugeschrieben). — Die Chorda tympani führt sekretorische Fasern für die unteren Speicheldrüsen (p. 149) und gefässerweiternde für dieselben und den vorderen Zungentheil (der Facialisstamm auch solche für das Gaumensegel, Vulpian). Ferner führt sie Geschmacks-, also centripetale Fasern, vielleicht nicht aus dem Facialis stammend (s. Kap. XII.).

7. *Trigeminus*, ein gemischter Nerv. Seine sensiblen Fasern ver-

mitteln die Empfindung fast am ganzen Kopf und eine sehr grosse Zahl von Reflexen. Die nicht vom Trigeminus innervirten Kopfgebiete sind die vom Vagus und Glossopharyngeus versorgten Theile des Pharynx, Gaumens und der Zungenwurzel, ferner Tuba Eustachii, Paukenhöhle und ein Theil des äusseren Gehörgangs und der Ohrmuschel, die vom R. auricularis vagi innervirt werden, endlich ein Theil des Hinterhaupts, welcher von Cervikalnerven des Rückenmarks versorgt wird. Ein Theil der Trigeminusfasern scheint zu den Geschmacksnerven zu gehören (s. Kap. XII.). — Seine motorischen Fasern versorgen die Kaumuskeln (Temporalis, Masseter, Mylohoideus und beide Pterygoidei), den Tensor tympani und Tensor palati mollis; über die Beziehung zur Iris s. Kap. XII.; endlich verlaufen in ihm vasomotorische Fasern für Konjunktiva und Iris (sympathischen Ursprungs; sie treten durch das G. Gasseri ein). — Ferner enthält er sekretorische Fasern für die Schweissdrüsen des Gesichts (Luchsinger), die Thränendrüse und die Speicheldrüsen (über den Ursprung s. p. 149). — Ueber die angeblichen trophischen Fasern vgl. p. 394, über das Motorischwerden des sensiblen R. lingualis p. 384, über einen tonischen Reflex p. 418. Die Durchschneidung des Trigeminus kann in der Schädelhöhle ohne erhebliche andere Verletzungen des Thieres erfolgen (Magendie).

8. *Abducens*,

9. *Trochlearis*,

10. *Oculomotorius*, die motorischen Nerven der äusseren und inneren Augapfelmuskeln, letzterer auch für den Levator palpebrae superioris, werden beim Sehorgan besprochen; die Fasern für die inneren Augenmuskeln verlaufen vom Oculomotorius durch das Ganglion ciliare und die Nervi ciliares. Der Abducens bezieht durch seine Anastomose mit dem Sympathicus auch aus der Regio ciliospinalis des Rückenmarks (p. 422) Fasern.

11. *Opticus*. Seine Durchschneidung macht Blindheit und Pupillenerweiterung und setzt ferner den Gaswechsel herab (p. 233). Seine Reizung macht nie Schmerz, sondern nur Lichtempfindung. Näheres über seine Funktionen, unter welchen auch eine centrifugale, s. Kap. XII.

12. *Olfactorius*, charakterisirt sich anatomisch als der Riechnerv oder vielmehr als ein die Riechnerven abgebender, beim Menschen im Verhältniss zum Lobus olfactorius der Thiere sehr kleiner Hirnlappen. Bei jungen Thieren ist Durchschneidung ausführbar, wonach riechendes Fleisch nicht mehr erkannt wird, wenn es dem Blick entzogen ist (Biffi, Schiff).

3. Die Funktionen des Kopfmarks (verlängerten Marks).

Lässt man bei einem Thiere das Kopfmark noch in Verbindung mit dem Rückenmark, trennt es aber vom übrigen Gehirn ab, so zeigen sich eine Reihe von Funktionen, welche über die rein spinalen hinausgehen. Theils sind dies Funktionen der hinteren Hirnnerven, welche im Kopfmark ihr nächstes Centrum haben, theils vollkommeneres Funktioniren der vom Rückenmark abhängigen Theile.

a. Beziehungen des Kopfmarks zu seinen eigenen Nerven.

Das Kopfmark enthält in seinem Höhlengrau die den spinalen völlig analogen Niveau- und Koordinationscentra für die von ihm selbst abgehenden hinteren Kopfnerven, also die Centra für das Kauen, Schlucken, Speichelabsondern, Stimmgeben, Husten, Niesen, Würgen, Erbrechen (vgl. jedoch p. 194), die Hemmung, möglicherweise auch die Beschleunigung des Herzens. Für diese Centra gilt durchweg das beim Rückenmark Gesagte, z. B. die Erregung durch Dyspnoe und andere direkte Reize (dyspnoische Pulsverlangsamung); ferner ist ein Zusammenhang der natürlichen Erregung des Herzhemmungscentrums mit der des Athmungscentrums nachgewiesen (p. 98). Das Kopfmark stellt sich also zunächst als ein Markabschnitt dar, welcher wegen der wichtigen Funktionen der hinteren Hirnnerven eine relativ hohe Bedeutung hat.

b. Beziehungen des Kopfmarks zu Rückenmarkscentren.

1) Das Athmungscentrum.

Die selbstständige Athmung wird durch das Kopfmark unterhalten. Nach Abtrennung desselben lassen sich zwar unter günstigen Umständen noch Athembewegungen beobachten (p. 135); aber für gewöhnlich haben die spinalen Athmungscentra keine Automatie, sondern empfangen einen Antrieb vom Kopfmark. Verletzung einer beschränkten Stelle am Boden des vierten Ventrikels, dicht am Calamus scriptorius, zu beiden Seiten der Mittellinie hebt die Athmung sofort auf, und zwar nur auf der entsprechenden Seite des Thorax, wenn die Verletzung einseitig erfolgt (Flourens, Schiff u. A.). Ein medianer Schnitt ist ohne störende Wirkung (Longet), macht aber beide Hälften insofern von einander unabhängig, als nunmehr Durchschneidung und Reizung eines Vagus nur auf die gleichseitige Brusthälfte die p. 139 f. erörterten Wirkungen hat (Langendorff); beschränkt sich der Medianschnitt auf das Halsmark, so sind die Reflexe noch bilateral (Nitschmann). Die Erfolge von Reizungen sind sehr unsicher; von den mehr lateralen Theilen des Bezirks sollen Exspirationen ausgelöst werden (Spencer).

Man findet an der Stelle des sog. Athmungscentrums kein anatomisches Substrat in Gestalt einer Zellengruppe, sondern die Wirkung der Verletzung soll wesentlich auf der Durchschneidung des sog. Respirationsbündels des Vagus (p. 427) beruhen (Gierke), so dass das bulbäre Athmungscentrum überhaupt bestritten und auf die Wirkung der absteigenden Vagus- und Trigeminusfasern auf das Halsmark reduzirt wird. Indess sind die respiratorischen Wirkungen von Eingriffen auf das Kopfmark (Wärme und Kälte, Dyspnoe etc.) der Art, dass vor der Hand die Annahme eines Centrums nicht zu umgehen ist. Auch muss die angenommene Erregung der absteigenden Fasern von einem Centrum herstammen, da die Durchschneidung der Vagi, Trigemini etc. die Athmung nicht beseitigt. Eine neuere Angabe (Gad) verlegt das Centrum in die zerstreuten Zellgruppen der seitlichen Reticulärformation (*F. r.*, Fig. 86—88). Die Angaben über halbseitige Athmung nach Halbschnitten im Kopf- oder Halsmark sind streitig. Im Niveau der Phrenicusursprünge soll eine theilweise Kreuzung der vom Athmungscentrum kommenden Fasern stattfinden (Porter).

Ob das Athmungscentrum nach Abtrennung der vorderen Hirntheile noch normal funktionirt, ist streitig; jedoch beweisen hier positive Angaben mehr als negative. Wird der Schnitt durch das Kopfmark zwischen Facialis- und Vaguskern geführt, so hört die Nasenathmung auf, der Facialiskern empfängt also seine rhythmischen Impulse, ebenso wie die spinalen Kerne der Thoraxmuskulatur, vom Athmungscentrum (Grossmann).

Die rhythmische Automatie des Athmungscentrums, sowie die Abwechselung zwischen in- und exspiratorischer Erregung sind unerklärt. Der nachgewiesene dyspnoische Athmungsreiz (p. 136ff.) ist ein kontinuirlicher. Um die Rhythmik seiner Wirkung zu erklären, hat man einen Widerstand angenommen, den der Reiz erst nach einer gewissen Aufsammlung zu durchbrechen vermag (Rosenthal). Aber dieses Schema genügt nicht, wenn nicht noch weitere Annahmen (Trägheit der agirenden Theilchen) hinzugefügt werden, und stellt bestenfalls nur eine der vorliegenden zahlreichen Möglichkeiten dar. Weiteres s. im 2. Kapitel.

2) Das allgemeine Reflexcentrum (sog. Krampfcentrum) des Kopfmarks.

Bei Zunahme des dyspnoischen Reizes werden (p. 136) immer mehr Muskeln in Anspruch genommen, zunächst die accessorischen Athemmuskeln, die maulaufsperrenden Muskeln, zuletzt aber alle Muskeln des gesammten Körpers. Obgleich auch am isolirten Rückenmark die Dyspnoe allgemeine Krämpfe macht, geschieht dies bei erhaltenem Kopfmark schon auf viel geringere Entwicklung des Reizes, so dass man annehmen muss, dass das Kopfmark einen besonders erregbaren Angriffspunkt für die gesammte Muskulatur enthält. Man hat denselben als Krampfcentrum bezeichnet und verlegt ihn vermuthungsweise in unmittelbare Nähe des Athmungscentrums, mit welchem er insofern grosse Analogie hat, als jenes einen erregbareren Angriffspunkt für die Athmungscentra des Rückenmarks darstellt.

Für die Existenz jenes Centrums, welches alle Rückenmarkniveau's beherrscht und gleichsam zusammenfasst, sprechen nun noch weitere

Thatsachen: namentlich sind die Rückenmarksreflexe bei erhaltenem Kopfmark viel mannigfaltiger und weniger auf das Niveau beschränkt, als nach Abtrennung desselben (p. 414); ferner lösen direkte, z. B. mechanische Reizungen am Boden der Rautengrube beim Kaninchen (mehr nach vorn) und beim Frosche (hintere Hälfte), allgemeine Krämpfe aus (Nothnagel, Heubel). Der Kussmaul-Tenner'sche Versuch und die Verblutungskrämpfe beruhen auf dyspnoischer Reizung des Kopfmarks, wie schon p. 136 erörtert ist. Auch für manche krampfmachende Gifte, wie Pikrotoxin, Nikotin, Barytsalze, wird diese Stelle als Angriffspunkt angesehen (Röber, Heubel, Böhm); da diese Gifte aber auch das isolirte Rückenmark erregen (Luchsinger), kann sie nur als der erregbarste und deshalb erste Angriffspunkt angesehen werden.

Die Bezeichnung Krampfcentrum ist schon deshalb verfehlt, weil man Funktionen nicht wesentlich aus abnormer Inanspruchnahme der Organe herleiten darf: die physiologische Bedeutung dieses Centrums ist eher die eines umfassenderen Reflexcentrums. Ebensogut könnte man die graue Substanz des Rückenmarks nach dem Erfolge abnormer und nicht mehr lokalisirter direkter Reizung als Krampfcentrum bezeichnen.

Bei halbseitigen Verletzungen des Kopfmarks treten sehr oft abnorme Augen- und Kopfstellungen, ferner abnorme Augenbewegungen (Nystagmus) und abnorme Lokomotionen, sog. Zwangsbewegungen ein, von welchen weiter unten gesprochen wird. Sie deuten ebenfalls auf umfassende reflektorische Funktionen.

3) Das Gefässcentrum und andere Centra.

Das Gefässcentrum im Kopfmark (p. 103) steht zu den spinalen Gefässcentren genau in derselben Beziehung wie das Athmungs- und sog. Krampfcentrum zu den spinalen motorischen Centren. Beim Kaninchen beginnt es unten etwa 3 mm oberhalb des Calamus scriptorius, seine obere Grenze, die sich weniger genau angeben lässt, entspricht dem oberen Theil der Rautengrube; es liegt bilateral ziemlich weit von der Mittellinie, in dem Theil des Kopfmarks, der die Fortsetzung der spinalen Seitenstränge enthält; es enthält zum Theil grosse multipolare Ganglienzellen (Owsjannikow, Dittmar), und scheint dem als Seitenstrangkern bezeichneten Reste des Vorderhorns zu entsprechen. Die Zuckerstichstelle wird, wie schon erwähnt, von Manchen auf dies Centrum zurückgeführt; die p. 222 angeführten Thatsachen würden dann zu dem Schlusse führen, dass die Bezirke desselben für die einzelnen Organe, z. B. Leber und Niere, räumlich getrennt sind.

Die Analogie dieses Centrums mit dem Athmungscentrum erstreckt sich aber noch viel weiter; es wird wie dieses durch Dyspnoe erregt,

und geht sogar auf der Höhe der Dyspnoe in den respiratorischen Rhythmus über, es wird ferner durch regulatorische Fasern, namentlich des Vagus, beherrscht (vgl. p. 103).

c. Sonstige Funktionen des Kopfmarks.

Als zweifelhafte Centra des Kopfmarks müssen noch angeführt werden: ein Centrum für die gefässerweiternden Nerven, für die Pupillenerweiterung (dyspnoisch erregbar), und das Kap. VI. erwähnte hypothetische Centrum für Wärmeregulation.

Die bisher genannten Centra können also als Zusammenfassungen höherer Ordnung für sämmtliche Niveaucentra des Rückenmarks betrachtet werden, welche selber meist automatisch, theils reflektorisch in Thätigkeit treten, und auch künstlich erregbar sind. Fische, Amphibien und Reptilien machen nach Abtrennung des ganzen Gehirns bis auf das Kopfmark noch Lokomotionen (Luchsinger, Fano, Steiner); hier scheint also das Kopfmark auch Funktionen zu besitzen, welche bei anderen Wirbelthieren höheren Hirntheilen zukommen.

Das Kopfmark ist ferner, wie das Rückenmark, dessen einzige Verbindung mit dem Gehirn es darstellt, neben seinen Centralfunktionen, Leitungsbahn. Ein Vergleich mit den anatomischen Daten (p. 422 ff.) lehrt, dass die physiologische Bedeutung des bei weitem grössten Theils des Kopfmarks, sowohl seiner weissen, wie seiner grauen Substanz (Oliven, Nebenoliven, Nucl. funic. gracilis und cuneati etc.), noch gänzlich unbekannt ist.

4. Die Funktionen des Zwischen-, Mittel- und Hinterhirns.

Die Funktionen dieser Hirntheile, deren genetischer Zusammenhang in Kap. XIV. angegeben ist, lassen sich nur sehr ungenau, und mehr auf Grund anatomischer Betrachtungen als auf Grund von Versuchen angeben. Unsere Versuchsmittel sind im Vergleich zu der Feinheit und Komplizirtheit der Organe verhältnissmässig grob, so dass man die Hirnversuche sehr treffend mit dem Zergliedern einer Taschenuhr durch Pistolenschüsse verglichen hat (Ludwig). Schnitt, Stich, Reizmittel treffen die heterogensten, dicht zusammengedrängten Apparate, und man weiss nicht, auf welche der Erfolg zu beziehen ist; auch ist meist schwer zu entscheiden, ob letzterer auf Lähmung oder Reizung beruht. Als förderndstes Verfahren hat sich noch die stufenweise fortschreitende Exstirpation erwiesen, obwohl auch sie stets mit reizenden und lähmenden Fernewirkungen auf andere Organe verbunden ist, und daher nie ein ganz reines Experiment darstellt.

Zunächst enthalten auch diese Theile Niveaucentra für die vorderen Hirnnerven, namentlich die Augennerven.

Der einfachste Versuch, um die allgemeine Bedeutung der genannten Abschnitte zu ermitteln, besteht in der Vergleichung des Verhaltens nach Wegnahme des Grosshirns allein, oder aller Theile über dem Kopfmark. Dieser Versuch zeigt beim Frosche (GOLTZ), dass im ersteren Fall noch komplizirte Lokomotionen stattfinden, im letzteren nicht mehr. Ein Frosch mit erhaltenem Mittel- und Kleinhirn wehrt sich z. B. beim Schiefstellen seiner Unterlage geschickt so lange wie möglich gegen das Herabgleiten, behauptet, wenn man ihn auf eine langsam rotirende Walze setzt, die Stellung obenauf, reagirt auf passive Rotationen mit Gegenbewegungen (s. unten), u. dgl. m.

Nach anderen Angaben (p. 439) sind diese Leistungen auch mit blossem Kopfmark noch möglich, ihr Ausfall nach Abtragung des Mittelhirns also nur vorübergehend, vielleicht von Shockwirkung herrührend.

Für Beziehungen zur Lokomotion sprechen nun auch die Folgen einseitiger Verletzungen im Bereich des Kleinhirns und seiner Verbindungsstränge, sowie der Brücke, Hirnschenkel, Sehhügel, Streifenhügel u. s. w., nämlich die Zwangsbewegungen; es sind dies zwangsmässige Kreisbewegungen, bald in der Peripherie eines Kreises (Reitbahn- oder Manègebewegung), bald Rotation um die Axe des Thieres (Roll- oder Wälzbewegung). Eine seltenere Abart ist die Zeigerbewegung, ein Reitbahngang, bei welchem der Hinterkörper an der Fortbewegung nicht Theil nimmt. Die Richtung der Bewegung ist bald nach der verletzten, bald nach der entgegengesetzten Seite, je nach dem Orte der Verletzung.

Für die Erklärung der Zwangsbewegungen ist es sehr wichtig, dass ganz gleiche Bewegungen sich auch ohne Hirnverletzung hervorrufen lassen, und zwar als höchste Entwicklung des sogenannten Drehschwindels, der auch beim Menschen als Wirkung passiver Rotationen auftritt, bei Thieren aber experimentell viel weiter getrieben werden kann (PURKINJE, BREUER, TOMASZEWICZ u. A.). Während der Rotation bleiben die Augäpfel immer etwas zurück, und rücken in Zuckungen nach (sog. Nystagmus); die Aussenwelt dreht sich scheinbar entgegengesetzt; wird nur die Unterlage eines Thieres in Drehung versetzt, so sucht dasselbe durch entgegengesetzte aktive Bewegung zurückzubleiben, welche zu krampfhafter Rotation ausarten kann. Unmittelbar nach Aufhören der Rotation entsteht beim Menschen die Täuschung, als ob die Aussenwelt sich drehte oder er selbst in entgegen-

gesetzter Richtung als vorher in Rotation versetzt würde, und er sucht sich gegen dieselbe durch Gegendrängen (in ursprünglicher Drehrichtung) festzuhalten; bei Thieren nach raschen und anhaltenden Rotationen artet letzteres in eine vollkommene Zwangsbewegung, Rollen in der früheren Drehrichtung, aus. Fällt die Axe der passiven Drehung nicht mit der Körperaxe zusammen (z. B. Karousseldrehung, Ueberkugelungsdrehung etc.), so ändert sich entsprechend auch die Axe der reaktiven Drehung. Die Zwangsbewegung tritt also hier als Reaktion auf Schwindelempfindung, resp. (da die Wegnahme des Seelenorgans nichts ändert) auf die sie hervorrufenden centripetalen Einwirkungen auf. Eine zweite Art, Schwindel und Zwangsbewegung hervorzurufen, ist die Durchleitung galvanischer Ströme quer durch den Kopf (Purkinje, Hitzig u. A.). Beim Menschen tritt hierbei scheinbare Drehung der Aussenwelt von der Anode, über oben, nach der Kathode ein, entsprechender Nystagmus (s. oben) und Gegendrängen (der Kopf wird nach der Anodenseite geneigt); bei starken Strömen am Thiere wird wiederum das Gegendrängen zur Zwangsbewegung (Wälzen von der Kathode, über oben, nach der Anode). Wird nach längerem Schluss geöffnet, so treten die entgegengesetzten Erscheinungen auf.

Die Zwangsbewegungen sind hiernach Erscheinungen von Reizung gewisser Vorrichtungen, sei es auf centripetalem Wege, z. B. durch Drehung, sei es direkt durch Verletzung oder galvanische Durchströmung. Da im wirklichen Leben nichts Aehnliches vorkommt, so müssen sie als abnorme Reaktionen in Folge abnormer, übertriebener Reize betrachtet werden. Es ist schwer aus diesen unnatürlichen Erscheinungen einen Schluss auf die normalen Funktionen jener Apparate zu ziehen. Am nächsten liegt es, sich zu erinnern, dass die Gangbewegung unbewusst geschieht (sie ist daher auch bei Thieren, deren Grosshirn exstirpirt ist, noch möglich) und dass von dem in Gedanken versunkenen gehenden Menschen nicht allein verwickelte Wege in einer Stadt richtig zurückgelegt werden, sondern der Gehende auch unzähligen Hindernissen, begegnenden Menschen und Fuhrwerken, unbewusst ausweicht, Straucheln über Unebenheiten des Bodens geschickt vermeidet, Treppen ersteigt u. s. w. Es müssen also ohne Zuthun der Seele arbeitende höchst verwickelte Apparate im Gehirn vorhanden sein, welche im Wesentlichen als reflektorische zu bezeichnen sind, da die Bewegungen durch Eindrücke aller Art, namentlich die Tasteindrücke der Sohlen, den Inhalt des Gesichtsfeldes, vielleicht auch Schall, auf das Feinste dirigirt werden. Jedem gegebenen Tast- oder Gesichtsbild

werden bestimmte lokomotorische Reaktionen entsprechen müssen, und die Zwangsbewegungen beim Drehschwindel sind nur ein einzelner höchst ungewöhnlicher Fall derselben, welcher nun auch durch direkte unsymmetrische Reizungen im Gebiete jener Apparate zu Stande kommen kann. Bei erhaltenem Bewusstsein werden die Thiere während der traumatischen Zwangsbewegung vermuthlich auch die entsprechenden Schwindelempfindungen haben. Ueber Beziehungen zum Gehörorgan s. Kap. XII.

Fast zweifellos enthält das Mittelhirn auch analoge Apparate für andere komplizirte Bewegungen ausser der Lokomotion. Nachgewiesen ist dies bisher nur für die Augenbewegungen (s. unten), welche zugleich durch ihre Beziehung zur Raumorientirung (s. Kap. XII.) für die Lokomotion eine massgebende Bedeutung haben, was auch durch die oben erwähnten nystagmischen Erscheinungen angedeutet wird. Aber man darf es ausserdem vermuthen für die mannigfachen Verrichtungen der Arme und Hände; hier kann das Experiment Nichts lehren, weil bei Thieren die vordere Extremität nur lokomotorische Bedeutung hat. Aber da z. B. Beziehungen des Kleinhirns zum Flugvermögen der Vögel, also einer Aktion der vorderen Extremität, erwiesen sind, wird man beim Menschen auf Beziehungen zu den Händen schliessen dürfen. Auch an die Innervation der Kehlkopf- und Zungenbewegungen bei Stimme und Sprache, deren Erscheinungen ebenfalls bei Thieren kaum ein Analogon haben, wird zu denken sein.

Gegenüber den ebenfalls schon zusammenfassenden Reflexapparaten des Kopfmarks zeichnen sich die des Mittelhirns etc. durch das Hinzukommen der Einwirkungen höherer Sinnesnerven aus, und diese stehen, wie eben erwähnt, zu vielen Leistungen dieser Theile in inniger Beziehung. Ferner sind an diesen Organen noch Hemmungswirkungen auf die Rückenmarksapparate nachgewiesen (p. 416), und es ist ziemlich verständlich, dass der Apparat höherer Ordnung über diejenigen niederer Ordnung nicht nur positiv, sondern auch negativ zu disponiren haben muss.

Speziellere Daten über die Wirkungen der einzelnen Theile existiren nur in geringer Zahl und Sicherheit.

Die Vierhügel, welche einerseits mit dem Opticus, andererseits mit dem Oculomotoriuskern kommuniziren, kennzeichen sich anatomisch, und auch experimentell, als ein Hauptreflexheerd zwischen der Netzhaut und den inneren und äusseren Muskeln des Auges. Nach Zerstörung derselben hört die reflektorische Pupillenverengerung auf; bei Reizung verengt sich die Pupille der gegenüberliegenden, nach

Anderen beider Seiten (Flourens, Longet, Budge), nach neueren Angaben (Knoll) sollen diese Erfolge nur eintreten, wenn der Tractus opticus getroffen wird, die Vierhügel wären hiernach nicht Centra des Irisreflexes; wohl aber soll sich bei Reizung des vorderen Vierhügels die gleichseitige Pupille erweitern, so lange der Halssympathicus erhalten ist, also das Centrum ciliospinale erregt werden. Reizung des vorderen Vierhügels bewirkt ferner Drehung beider Augäpfel nach der entgegengesetzten Seite (Adamük). An dem ebenfalls mit dem Opticus kommunizirenden Sehhügel lässt sich ohne die gröbsten Verletzungen anderer Hirntheile nicht experimentiren. Da seine Verletzung Zwangsbewegungen macht, so vermuthet man, dass er den Einfluss des Sehorgans auf die koordinirten Lokomotionen (p. 441) vermittle. Tauben, denen das Grosshirn mit Schonung der Sehhügel exstirpirt ist, folgen einem im Kreise bewegten Lichte mit dem Kopfe (Longet). Die innige Verbindung des Sehhügels mit der Grosshirnrinde deutet ausserdem auf Funktionen für die bewussten Sehwarnehmungen hin.

Bei niederen Wirbelthieren sind die Vierhügel zu den Lobi optici entwickelt, deren reflexhemmende Wirkung auf das Rückenmark schon erwähnt ist. Dass diese Organe regulatorische Beziehungen zu tieferen Centren haben, scheint sich auch darin zu bestätigen, dass beim Kaninchen Reizung bestimmter Theile der vorderen Vierhügel und der Sehhügel auf die Athmung verändernd einwirkt (Christiani).

Ueber die physiologische Stellung und Funktion der zahlreichen grauen Einlagerungen der Brücke ist nicht das Mindeste bekannt. Hier mag auch erwähnt werden, dass die Zirbeldrüse nur der Rest einer dritten Augenanlage ist; über die Hypophysis s. p. 183.

Ueber Linsenkern und Streifenhügel s. unter Grosshirn.

Dem Kleinhirn wurden früher ohne genügende Begründung psychische Funktionen, z. B. der Geschlechtstrieb (Gall) zugeschrieben. Die pathologischen Thatsachen und die Resultate der Exstirpation sprechen am meisten dafür, dass es ähnlich den oben besprochenen Theilen ein grosses koordinatorisches Centralorgan für geordnete Lokomotion enthalte (Flourens, Longet, R. Wagner), wofür wohl auch die Beziehung zu den spinalen Kleinhirnseitensträngen spricht. Unbeholfenheit der Bewegungen, häufiges Fallen, bei Vögeln Unfähigkeit zu fliegen, sind die Folgen seiner Erkrankung oder Wegnahme. Nach Anderen (Schiff, Lussana, Luciani) ist das Kleinhirn für geordnete und namentlich kräftige Muskelwirkung überhaupt, und nicht blos für Lokomotion, erforderlich, oder wird als Organ des Muskelsinns betrachtet.

Manche nehmen wegen der anatomischen Beziehungen des Acusticus zum Kleinhirn an, dass dieser Nerv hier eine analoge Rolle spiele, wie der Opticus für die Koordinationsapparate des Mittelhirns; besonders wegen gewisser Beziehungen des Acusticus zu den Bewegungsempfindungen (Kap. XII.) hält man dies für wahrscheinlich; jedoch sind die Folgen von Kleinhirnexstirpation gänzlich verschieden von denjenigen der Labyrinthverletzungen (B. Lange). Taubheit ist bei Fehlen des Kleinhirns nicht vorhanden, wohl aber häufig geistige Schwäche. Bei einseitigen Kleinhirnerkrankungen scheinen die Bewegungsstörungen hauptsächlich die entgegengesetzte Körperhälfte zu betreffen.

Nach neueren Angaben (Luciani, Borgherini) gehen die Bewegungsstörungen nach Kleinhirnexstirpation allmählich stark zurück, und es treten Ernährungsstörungen, Entzündungen, Eiterungen u. dgl. in den Vordergrund, welche von Anderen als accidentell betrachtet werden. Die Theile des Kleinhirns sollen gleichwerthig sein, so dass ein Theil das Ganze ersetzen kann (Luciani). Reizungen des Kleinhirns bewirken nach den meisten Autoren weder Bewegungen noch anscheinend Schmerzen; jedoch werden von Anderen Bewegungen verschiedener Art als Wirkung der Reizung angegeben. Einseitige Kleinhirnexstirpation erhöht die Erregbarkeit des Grosshirns, besonders auf der gekreuzten Seite (Luciani, Russell) und Reizung des Kleinhirns hemmt die nach Grosshirnexstirpation auftretende Muskelspannung (Löwenthal & Horsley). Bemerkenswerth ist, dass die Kleinhirnrinde ihre definitive Struktur erst zur Zeit des selbstständigen Gehens erreicht (Lui).

Ueber die Leitung in den Theilen, welche die Verbindung zwischen Grosshirn und Kopfmark herstellen, ist experimentell nichts festgestellt, und die auf die anatomischen Data gegründeten Vermuthungen sind zu unsicherer Natur, um hier angeführt zu werden. Das Kleinhirn ist in diese Leitung nicht eingeschaltet, sondern seitlich angefügt (Luciani).

Ueber die Frage, ob diesen Theilen auch seelische Thätigkeiten zukommen, s. unten.

5. Die Funktionen des Grosshirns.

a. Allgemeine Bedeutung und morphologische Stellung.

Das Grosshirn stellt sich sowohl durch sein relativ spätes Auftreten in der Thierreihe als auch durch seine späte Entwickelung im embryonalen Leben als das höchste nervöse Gebilde des Organismus dar. Noch mehr drängt sich dies auf, wenn man die graue Masse für sich betrachtet, in welcher die centralen Funktionen des Grosshirns ihren Sitz haben müssen (vgl. p. 429 f.). Schon dies deutet darauf, dass das Grosshirn ausschliesslich oder vorzugsweise das Organ der höchsten nervösen Funktion, nämlich der Seelenthätigkeit, ist.

Auch noch innerhalb des Menschengeschlechts lässt sich eine Zunahme des relativen Grosshirngewichts und des Windungsreichthums

bei den fortgeschritteneren Rassen nachweisen, welche sich zugleich in der Schädelentwicklung ausspricht. Der Schädel kann nicht allein hinsichtlich des Volums seiner Höhle, sondern auch durch die Ausbildung der Stirn nach Höhe, Breite und Vorwölbung im Vergleich zum Kiefergerüst einen Anhalt für die Entwicklung des Grosshirns liefern; ein Maass für die Stirnentwicklung liefert der CAMPER'sche Gesichtswinkel, gebildet von einer durch den hervorragendsten Punkt der Stirn und die Oberkieferfuge, und einer anderen durch die Schädelbasis gezogenen Linie. Je spitzer dieser Winkel, um so thierähnlicher ist das menschliche Gesicht.

Das Verhältniss des Gehirns zum Körper kann durch Wägung beider ermittelt werden. Da aber ein Theil des Gehirns etwa der Anzahl der abgehenden Nervenfasern entsprechen wird, und diese wieder im Wesentlichen der Körperoberfläche entsprechen muss, so erscheint es richtiger, das Hirngewicht mit letzterer zu vergleichen. Annähernd wird man, da die Oberfläche eine quadratische, das Gewicht p eine kubische Funktion der Länge ist, die Oberfläche der Grösse $p^{2/3}$ (oder richtiger nach SNELL $p^{0,68}$) proportional setzen dürfen (vgl. p. 251). Die so erhaltenen Verhältnisszahlen lassen das Uebergewicht des psychischen Hirnantheils beim Menschen viel deutlicher erkennen als die einfachen relativen Hirngewichte, und geben namentlich auch den kleinen Thieren eine weniger günstige, den grossen weniger ungünstige, beiden offenbar eine richtigere Stelle, wie folgende (nach SNELL berechnete) Tabelle zeigt:

	Hirngewicht für gleiche Körperoberflächen.	Hirngewicht in g pro 1 Kilo Körpergewicht.
Mann (559 Leichen) . .	87,44	28,1
Weib (347 Leichen) . .	86,56	28,5
Verschiedene Affen . . .	43—14	40—16
Elephant	22	2
Delphin	21	2,5
Edelmarder	20	20
Verschiedene Nager . . .	12—5	43—4,5
Verschiedene Wale . . .	2—1	0,08—0,04
Vögel	17—3	62,5—3,9
Fische	?	0,5—0,03

In Vergleich mit dem Verhalten des Gehirns ist es bemerkenswerth, dass das Verhältniss des Lebergewichts zur Körperoberfläche bei allen Säugern dasselbe ist, ebenso das des Milzgewichts zum Körpergewicht (RICHET).

Das absolute Hirngewicht des Menschen, wovon etwa $^7/_8$ auf das Grosshirn zu rechnen sind, beträgt im Mittel in g:

	HUSCHKE	DAVIS	BROCA
bei Deutschen	1416	1425	—
„ Engländern	1435	1346	1552
„ Franzosen	1323	1280	—
„ Afrikanischen Negern	—	—	1371
„ Hottentotten, Australnegern etc.	—	—	1253—1228

Die Körpergrösse hat einen deutlichen Einfluss, der wohl auch in den vorstehenden

Zahlen sich geltend macht. So haben auch manche Thiere ein absolut schwereres Gehirn als der Mensch, z. B.:

Wal	2660 g
Elephant	4500 „

während das relative Gewicht bei ihnen sehr unbedeutend ist (s. oben). Beim Pferde beträgt das Hirngewicht weniger als 1000 g, obgleich seine Hirnnerven fast 10 mal so dick sind wie die menschlichen.

Der Camper'sche Gewichtswinkel beträgt
bei Affen bis 35° (im Jugendzustand wegen unentwickelter Kiefer 60°),
beim Menschen 75—85°, bei einigen Südafrikanern herab bis 64°.

Weniger sicher ist die Angabe, dass auch bei gleicher Rasse das relative oder absolute Gewicht des Gehirns oder Grosshirns, sowie dessen Windungsreichthum der Intelligenz proportional sei. Neben einer Anzahl Fälle, in welchen an Gehirnen hervorragender Männer diese Regel sich zu bestätigen scheint, sind andere bekannt, welche ihr widersprechen.

Weit über dem Mittelwerth lag das Gewicht der Gehirne von

Cuvier	mit 1861 g	
Byron	„ 1807 „	(nach Anderen 2238 g)
Dirichlet . . .	„ 1520 „	
Fuchs	„ 1499 „	
Gauss	„ 1492 „	

b. Pathologische und experimentelle Daten über die Funktion des Grosshirns.

1. Bei angeborener Kleinheit (Mikrocephalie), Wachsthumshemmung (Kretinismus), Entartung der Grosshirnhemisphären (Hydrocephalus etc.) findet sich eine entsprechende Verminderung der höheren Seelenthätigkeiten (Blödsinn).

2. Verletzungen, Kompressionen, Erkrankungen des Grosshirns sind fast immer mit Bewusstlosigkeit, Benommenheit, Schlafsucht oder psychischer Aufregung verbunden.

3. Abtragung der Grosshirnhemisphären bringt bei höheren Wirbelthieren einen schlafähnlichen Zustand hervor, in welchem die willkürlichen Bewegungen fehlen. Jedoch bestehen noch Reaktionen gegen Sinneseindrücke; nur sind dieselben von einer vorauszuberechnenden Regelmässigkeit. Bei schichtweiser Abtragung soll eine allmähliche Abnahme aller Seelenfunktionen eintreten (Flourens).

Bei niederen Wirbelthieren, namentlich bei Fischen und Fröschen, ist nach neueren Beobachtungen (Steiner, Vulpian, Kato, Schrader u. A.), auch nach Abtragung des Grosshirns das Verhalten derartig, dass es mindestens zweifelhaft bleibt, ob das Grosshirn ausschliess-

liches Seelenorgan ist. Selbst bei Tauben hat man nach Exstirpation des Grosshirns noch mimische Bewegungen, geschlechtliches Werben, Zufliegen auf sichtbare Gegenstände und viele anscheinend spontane Bewegungen (aber kein Fressen), ja selbst ein Abwechseln von Schlaf und Wachen beobachtet (Bechterew, Schrader u. A.).

Die Reaktion grosshirnloser Vögel und Säugethiere auf optische Eindrücke ist der Art, dass sie von bewusstem Sehen kaum unterschieden werden kann. In der That schreiben Einige (Goltz u. A.) solchen Thieren noch wirkliches Sehen zu, nur mit mangelhafter psychischer Verwerthung der Eindrücke, während Andere (H. Munk) das bewusste Sehen ausschliesslich gewissen Rindenbezirken (s. unten) vorbehalten.

Eine noch nicht aufgeklärte Erscheinung nach Wegnahme des Grosshirns oder seiner motorischen Bezirke (s. unten) ist das Auftreten von Muskelkontrakturen und tonisch in die Länge gezogenen Reflexen (Sherrington, Munk, Verworn u. A.), im zweiten Falle auf die entsprechenden Gliedmassen, und zuweilen nur auf die Beuger oder Strecker beschränkt.

c. Die Lokalisirung der Grosshirnfunktionen.

1) Grundlegende Thatsachen.

Einen einzelnen Punkt des Grosshirns als Sitz des Bewusstseins anzunehmen, ist unmöglich, da man so ziemlich für jeden Theil Fälle kennt, in welchen derselbe zerstört war oder fehlte, ohne dass das Bewusstsein dauernd mangelte. Es kann selbst nach Zerstörung einer ganzen Hemisphäre noch bestehen.

Sehr zahlreich sind dagegen die Thatsachen über Zusammenhang bestimmter Grosshirntheile mit bestimmten Organen des Körpers. Blutung in die Substanz einer Grosshirnhemisphäre (Schlagfluss, Apoplexie) bewirkt nach vorübergehender Bewusstlosigkeit eine Lähmung des Empfindungsvermögens und des Willenseinflusses in der der verletzten Hemisphäre gegenüberliegenden Körperhälfte (Hemiplegie). Hierdurch, sowie durch die gekreuzten Wirkungen der Grosshirnreizungen (s. unten) ist bewiesen, dass die Seele mit bestimmten Regionen des Körpers mittels bestimmter Fasern kommunizirt. Die nächste Frage ist nun, ob eine Gruppe solcher Fasern aus einem bestimmten Gebiete der Hirnrinde entspringt oder aus sehr verschiedenen, ja aus allen Theilen derselben.

2) Reizversuche.

In ein neues Stadium ist die vorliegende Frage getreten, als es gelang, experimentell durch Reizung bestimmter Punkte der Grosshirnrinde lokalisirte Erfolge am Körper zu erlangen (Fritsch & Hitzig, Ferrier), während früher von allen Forschern Unerregbarkeit des Grosshirns für allgemeine Nervenreize behauptet worden war. Fast bei allen

untersuchten Thieren gelingt es, durch elektrische Reizung bestimmter Punkte des Vorderhirns bestimmte Muskelgruppen der gegenüberliegenden Körperhälfte zur Kontraktion zu bringen; die Wirkungen erstrecken sich auf sämmtliche animalischen Muskeln, auch die des Gesichtes, des Auges und des Kehlkopfs. Beim Hunde liegen die betr. Punkte in dem sog. Gyrus sigmoideus, einem sich um den Sulcus cruciatus herumbiegenden Theile der 4. Urwindung, sowie in der nächst angrenzenden 3. Urwindung (Facialisgebiet). Beim Affen und Menschen (Bartholow, Sciamanna, Horsley) liegen sie am Scheitellappen. Vgl. unten Fig. 92—95, wo auch die speziellere Lage der einzelnen Hitzig-schen Bezirke mit *C—J* angegeben ist. Weitere Trennung der Bezirke nach einzelnen Muskelgruppen wird sehr verschieden angegeben; manche bestreiten sie ganz. Reizung weiter hinten gelegener Bezirke macht nie Bewegungen, mit Ausnahme der als Reflexe zu deutenden Augenbewegungen auf Reizung der Sehregion (s. sub 3). Für die Deutung (s. unten) ist sehr wichtig, dass die Reizversuche auch nach Exstirpation der betreffenden Rindenpartien noch gelingen, wenn die Elektroden in die Tiefe versenkt werden (H. Braun, Hermann, Couty), und zwar anscheinend bei geringeren Stromstärken, als von der Rinde aus (Vulpian).

Die Gesetzmässigkeiten der elektrischen Reizung erinnern vielfach an diejenigen für den Nerven; so wird die Erregbarkeit für eine Stromrichtung durch gleichgerichtete Bestandströme (p. 377) erhöht (Hermann & Gerber). Dass einsteigende Ströme, d. h. aufgesetzte Anoden, oft stärker erregen als aussteigende (Hitzig), scheint von Demarkationsströmen in Folge Absterbens der Oberfläche herzurühren (Gerber). — Die ausgelösten Bewegungen haben geordneten Charakter, die tetanischen Kontraktionen haben das spinale Reiztempo von 9—11 p. sek. (Horsley & Schäfer). Nach jeder Reizung stellt sich eine refraktäre Periode, ähnlich wie am Herzen (p. 91) ein (Broca & Richet). Weitere Eigenthümlichkeiten s. unten sub 4.

Die subkortikalen motorischen Fasern lassen sich experimentell auch in die Capsula interna hinein verfolgen, auf deren Querschnitt Reizung einzelner Felder lokalisirte Bewegungen bewirkt (Beevor & Horsley). Durch Degeneration lässt sich der weitere Verlauf bis in die Pyramidenbahnen der Seitenstränge des Rückenmarks feststellen (Sherrington u. A.). Endlich ist die Reizung der motorischen Region auch durch Aktionsströme des Rückenmarks nachweisbar (Gotch & Horsley, vgl. p. 410), und die Reizung der Hirnrinde kann, kombinirt mit partiellen Durchschneidungen des Rückenmarks, über den Verlauf der motorischen Bahnen im letzteren Aufschluss geben (Eckhard u. A.).

Von anderen als elektrischen Reizungen der Grosshirnoberfläche sind zwar Wirkungen behauptet, aber durchaus nicht allgemein anerkannt. Die Wirksamkeit chemischer Reize (Eulenburg & Landois)

konnte Verf. nie sehen; diejenige mechanischer Reize (COUTY, LUCIANI) wird ebenfalls bestritten (VULPIAN).

Dass an neugeborenen Thieren die Reizung der Rinde erfolglos sei, während tiefere Reizung wirkt (SOLTMANN u. A.), wird in Abrede gestellt (PANETH).

Von Vielen sind auch cirkulatorische und intestinale Wirkungen von Reizungen und Exstirpationen an der Hirnrinde behauptet worden, besonders Pulsveränderungen (SCHIFF), Aenderungen der Gefässweite und Hauttemperatur (EULENBURG & LANDOIS, HITZIG, von Anderen bestritten), Bewegungen der Eingeweide (BOCHEFONTAINE), Sekretionen (LÉPINE, VULPIAN), Blutungen (SCHIFF, ALBERTONI) u. s. w. Jedoch scheinen die meisten dieser Wirkungen nur zusammen mit epileptischen Krämpfen (s. unten) aufzutreten (FRANÇOIS-FRANCK, FLUCK). Bei Reizung gewisser Rindenstellen sind auch Zwangsbewegungen beobachtet (NOTHNAGEL); hierher gehört u. a. die durch Cysticerken der Hirnrinde bedingte Drehkrankheit der Schafe.

Die Wirkung der Reizung erstreckt sich zuweilen auf beide Seiten (EXNER, COUTY); dies beruht jedoch lediglich auf Querverbindungen im Kopf- oder Rückenmark (LEWASCHEW, FRANCK & PITRES, EXNER & PANETH). Ferner ist die Wirkung zuweilen gleichseitig, was nicht auf Rückkreuzung im Rückenmark (LEWASCHEW), sondern anscheinend auf ungekreuzten, nicht in den Pyramidenbahnen verlaufenden Fasern beruht (WERTHEIMER & LEPAGE).

Endlich beobachtet man bei Reizung des Rindenfeldes für eine Muskelgruppe oft gleichzeitig Erschlaffung der Antagonisten (HERING & SHERRINGTON). Vgl. auch oben p. 447.

Bei übermässiger Reizung der motorischen Zone treten anhaltende epileptiforme Konvulsionen auf, bei Hunden und Katzen leichter als bei Kaninchen. Sie betreffen bei schwacher Entwicklung nur die Muskelgruppen des gereizten Bezirks, bei stärkerer auch angrenzende Gruppen und selbst den ganzen Körper; sie bestehen in einem tetanischen Krampf, welchem klonische Zuckungen vorausgehen oder folgen; das Thier ist bewusstlos, nachher aufgeregt oder somnolent. Der Anfall kann sich spontan wiederholen. Ob Exstirpation des gereizten Rindenbezirks während des Anfalls den letzteren beseitigt, ist streitig, ebenso ob nach Entfernung der Rinde auch Reizung der unter ihr liegenden Markregionen epileptische Anfälle machen kann; im letzteren Falle sollen dieselben niemals klonisch sein (ZIEHEN).

Auch zur Aufsuchung sensibler Grosshirnbezirke sind neuerdings Reizversuche benutzt worden; bei Reizung von Empfindungs- und Sinnesnerven sollen

bestimmte Theile der Rinde durch Aktionsstrom negativ gegen andere werden (v. Fleischl, Beck); die so gefundenen sensiblen Bezirke stimmen überein mit den durch Exstirpationsversuche (s. unten) gefundenen.

3) Lokalisirte Exstirpationsversuche und pathologische Defekte.

Ein anderes Experimentirmittel dieses Gebietes sind die nach dem Gelingen der Reizversuche alsbald ausgeführten Exstirpationen und Eliminationen einzelner Rindentheile, durch Ausschneiden (Hitzig, H. Munk), ätzende Injektionen (Fournié u. A.), Wegspülen mit Wasser (Goltz). Die ersten solchen Versuche beschränkten sich auf die motorischen Bezirke des Vorderhirns und ergaben Störungen in der geschickten Benutzung des betr. Gliedes, welche auf Schädigung des Muskelsinns oder auch der Willensenergie bezogen wurden (Hitzig, Nothnagel). Später zeigten sich bei solchen Versuchen auch Sensibilitätsstörungen der Haut (Hermann & Borosnyai, Goltz), und nach ausgedehnteren Exstirpationen mangelhafte Perception der Gegenstände durch Gefühl und Gesichtssinn, verbunden mit Verminderung der Intelligenz (Goltz). Diesen Beobachtungen wurde endlich noch hinzugefügt, dass es besondere, mehr nach hinten gelegene Rindenbezirke seien, deren Exstirpation die höhere Sinnesperception schädigt, während Exstirpation in den vorderen Partien die Motilität und gleichzeitig die sensible Wahrnehmung derjenigen Glieder schädigt, in welchen Reizung der gleichen Bezirke Bewegungen hervorruft (Hitzig, Munk). Die sog. motorischen Bezirke werden daher auch als „Fühlsphären" bezeichnet (Munk). Alle den Exstirpationen folgenden Störungen gehen allmählich wieder zurück und können vollständig verschwinden, wenn die Läsion nicht zu umfangreich war.

Auf Grund dieser Versuche wird angenommen (Munk), dass die graue Hirnrinde regionenweise mit den einzelnen Abschnitten der sensiblen und motorischen Peripherie zusammenhängt, und zwar speziell der Hinterhauptslappen mit der Netzhaut, der Schläfenlappen mit der Acusticus-Ausbreitung. Weiter nach vorn liegen zunächst die Regionen für die sensiblen und motorischen Gebilde des Auges und Ohres, dann für die übrigen Kopfgebiete, für die Extremitäten, und am weitesten nach vorn für den Rumpf; die letztgenannten fallen mit den Hitzig'schen Reizbezirken zusammen. Die nachstehenden Figuren 92—95 (nach Munk's Angaben) verdeutlichen diese Topographie für den Hund und den Affen.

Als Riechregion wird auf Grund des Sektionsbefundes an einem riechunfähigen Hunde der Gyrus hippocampi angenommen (von Luciani & Seppilli auch Munk's Sphäre *F*). Auch ein Geschmackscentrum wird beim Kaninchen be-

hauptet (Gad & Schtscherbak); seine Exstirpation hebt, allerdings nur vorübergehend, das Schmecken auf und verursacht Störungen des Fressens. An dies Centrum scheint sich ein Kau- und Schluckcentrum (Réthi) anzuschliessen.

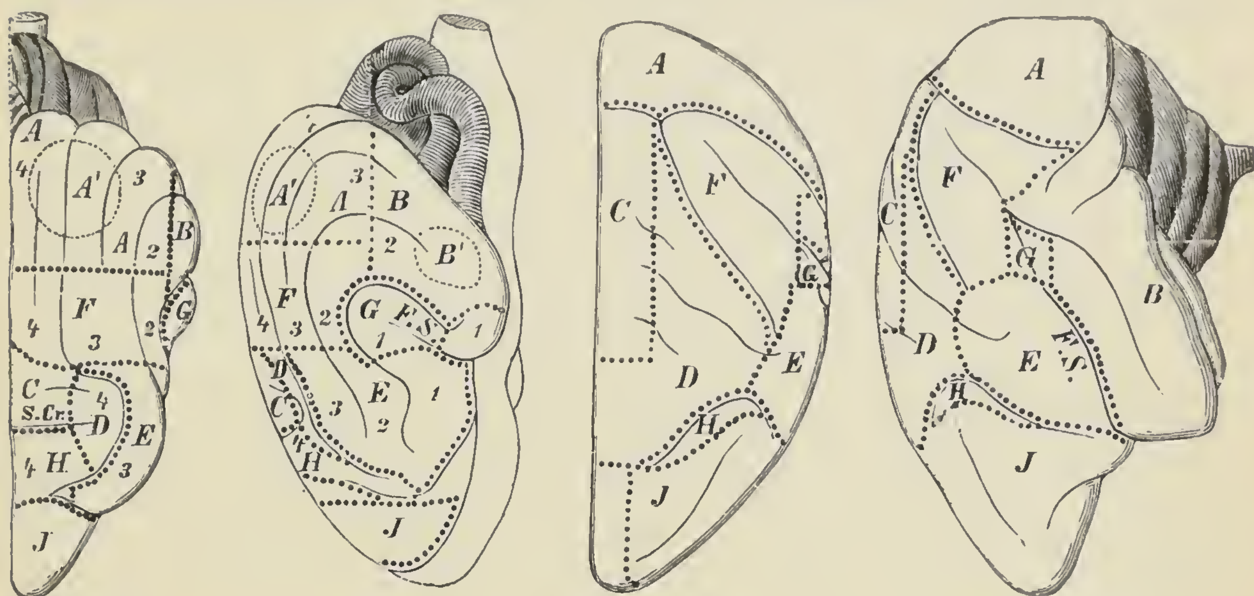


Fig. 92. *Fig. 93.* *Fig. 94.* *Fig. 95.*

Fig. 92, 93 Hundegehirn; Fig. 94, 95 Affengehirn; Fig. 92, 94 linke Scheitelansicht; Fig. 93, 95 Seitenansicht von links. — *F. S.* Fossa Sylvii. *S. Cr.* Sulcus cruciatus. *C D H* Gyrus sigmoideus. *1, 2, 3, 4* Erste bis vierte Urwindung. — *A* Sehregion. *B* Hörregion. *C* Region für das Vorderbein, *D* für das Hinterbein, *E* für den Kopf, *F* für das Auge, *G* für das Ohr, *H* für den Nacken, *J* für den Rumpf.

Das Verhalten eines Thieres mit Defekten der Sehregion, resp. Hörregion soll so sein, dass ihm eine Anzahl optischer, resp. akustischer Erinnerungsbilder verloren gegangen seien, so dass es Personen, Gegenstände, Rufe, die ihm früher wohlbekannt waren, nicht mehr kennt (Munk); die gleiche Beobachtung war schon früher nach umfassenderen Rindenläsionen gemacht worden (Goltz). Den stärksten Verlust an Erinnerungsbildern mache beim Hunde die Zerstörung der mit *A'*, resp. *B'* bezeichneten Stellen, von denen erstere der Projektion der Stelle des schärfsten Sehens entsprechen soll (Munk, s. unten). Während alle Exstirpationswirkungen nur die gegenüberliegende Körperhälfte betreffen, steht die Sehsphäre (beim Hunde) auch zu der gleichseitigen Netzhaut in Beziehung. In der Hörsphäre sollen die Seelenorgane für die Tonhöhen skalenartig von vorn nach hinten angeordnet sein, die für die tiefsten Töne vorn.

Die thatsächlichen Angaben, welche diesen Anschauungen zu Grunde liegen, werden von Einigen (Goltz, Gudden, Loeb) durchaus bestritten. Nach Goltz wird durch Exstirpationen vorn oder hinten der Charakter der Hunde in verschiedener Weise beeinflusst.

Die Blindheit nach einseitiger Occipitalexstirpation erstreckt sich je nach dem Betrage der Sehnervenkreuzung auf gewisse Theile der beiden Netzhäute (Munk, vgl. Kap. XII.). Bei Thieren mit totaler Kreuzung der Sehnerven tritt nach Exstir-

pation einer Occipitalrinde und des gleichseitigen Auges totale Blindheit ein; nach einiger Zeit sieht aber das erhaltene Auge wieder (STEFANI). Dies beruht auf Querverbindungen beider Lobi optici, denn nach Exstirpation des Lobus der operirten Seite wird das Thier wieder blind (STEFANI & GALLERANI).

Eine Ergänzung der Resultate von Exstirpationsversuchen liefern die Erscheinungen bei pathologischen Defekten. Bei Affektionen des Hinterhauptslappens wird häufig Sehstörung beobachtet. Erkrankung oder Zerstörung der Rinde der unmittelbar an die Fossa Sylvii angrenzenden dritten Stirn- und ersten Schläfenwindung, sowie der in der Tiefe der Fossa Sylvii liegenden Insel und Vormauer (vgl. p. 430 und Fig. 90) bedingt Sprachstörung (Aphasie), und zwar entweder mehr motorische (Vernichtung des Sprachausdrucks), wenn die Läsion in der Stirnwindung, oder mehr sensible (Worttaubheit), wenn sie in der Schläfenwindung liegt (BROCA, KUSSMAUL, WERNICKE u. A.). Bei der Aphasie findet sich die Läsion meist in der linken Hemisphäre, verbunden mit rechtsseitiger Hemiplegie; rechts nur bei Linkshändern; man schliesst hieraus, dass im Anschluss an den überwiegenden Gebrauch der rechten Hand und das rechtshändige Schreiben vorzugsweise das Centrum der linken Hemisphäre ausgebildet ist. Vgl. übrigens auch p. 454. Aphasische lernen häufig mit der linken Hand schreiben.

Entscheidende Versuche am Streifenhügel und Linsenkern existiren bisher nicht. Ob ihre Reizung motorische Erfolge habe, ist streitig. Exstirpation des Streifenhügels soll, abgesehen von der p. 255 erwähnten Folge, keine anderen Wirkungen haben als die der darüber liegenden Rinde (BAGINSKY & LEHMANN). Durchschneidung des Balkens soll keine wesentliche Störung bewirken (LO MONACO).

4) Folgerungen, betreffend die Lokalisationsfrage.

Unzweifelhaft scheint durch die erwähnten Thatsachen festgestellt, dass im Grosshirn die motorische und sensible Peripherie lokalisirte Vertretung findet, in einer den Oberflächenbezirken entsprechenden Vertheilung. Zum Mindesten verlassen die Stabkranzfasern die Rinde in regional geordneten Zügen. Weiterer Untersuchungen aber bedarf es, ob und wie weit sich diese Vertheilung auf die Rinde selbst erstreckt.

Die Reizversuche beweisen hierfür an sich Nichts, so lange nur elektrische Reizung wirksam ist, da diese auch tiefere Gebilde treffen kann, zumal auch nach Entfernung der Rinde noch der Erfolg eintritt (p. 448). Freilich ist die Zeit zwischen Reizung und Bewegung grösser, wenn die Rinde, als wenn die unterliegenden Markmassen oder das Rückenmark gereizt werden (FRANCK & PITRES, KRAWZOFF &

Langendorff, Bubnoff & Heidenhain), und ferner wird durch narkotische Mittel die Rindenreizung erfolglos, aber nicht die Markreizung (Bubnoff & Heidenhain), ebenso durch Auftragen von Kokain auf die Rinde (Aducco). Hieraus schliessen Viele, dass die Oberflächenreizung zellige Elemente betrifft, deren Erregung Zeit braucht, und welche durch Narkotika gelähmt werden. Allein eben so gut könnte die Mitreizung der Rinde hemmende und verzögernde Wirkungen haben, welche durch Narkose beseitigt werden. Dass, wie bei Rückenmarkreizung (p. 410), die Wirkungen wiederholter Reize sich summiren, erklärt sich zur Genüge aus der Einschaltung des Höhlengraus in die Leitung zu den Muskeln.

Auch die nach Exstirpationen beobachteten Defekte könnten darauf beruhen, dass die Operation auf tiefere Gebilde vorübergehend schädlich und lähmend wirkt, wofür namentlich spricht, dass fast alle Exstirpationswirkungen vergänglich sind. Die Annahme, dass dies auf Wiederherstellung vorübergehend geschädigter Nachbartheile beruhe, ist wahrscheinlicher, als die, dass andere Theile die Funktion der verloren gegangenen vikariirend übernehmen. Grosse Vorsicht in den die Rinde selbst betreffenden Schlüssen ist namentlich deshalb geboten, weil es a priori nicht wahrscheinlich ist, dass im eigentlichen Seelenorgan noch eine so grobe räumliche Vertheilung nach Körperelementen vorhanden ist, da alle Vorstellungen und Begriffe verwickelte Ableitungen aus den unmittelbaren Wahrnehmungen sind, welche von der zufälligen Lage des Objekts zur Sinnesfläche unabhängig sind. Am wenigsten annehmbar ist es, dass die Sehsphäre nichts Anderes sein soll als eine Projektion der Netzhautelemente nach deren räumlicher Anordnung (Munk). Die optischen Erinnerungsbilder sind gewonnen, während der Gegenstand sich Tausende von Malen, stets in anderer Projektion und Lage, auf der Netzhaut abbildete, ihre Deposita im Seelenorgan können also, sollte man meinen, Nichts mit einer festliegenden Projektion der Netzhaut in letzterem zu thun haben. Man ist in Gefahr sich auf Grund der gewonnenen Thatsachen eine voreilige und viel zu rohe Vorstellung von der Anordnung der Rindenelemente zu bilden. So werthvoll also die Ergebnisse für die Topographie der Grosshirnfunktionen nach der Fläche, oder, wie man auch sagen kann, nach Sektoren des Stabkranzes sind, so unsicher erscheinen sie zunächst bezüglich der Topographie nach der Tiefe. Nimmt man an, dass die Reizversuche eine Lokalisation nach Körperregionen für die Rinde beweisen, so ist doch davor zu warnen, diese Topographie auf die ganze

Dicke der Rinde auszudehnen und als regionale Gliederung der Seelenorgane zu deuten*). Höchstens darf man annehmen, dass die Ursprungszellen der Stabkranzfasern regional gegliedert sind. Von den übrigen Elementen der Rinde weiss man bisher Nichts.

Dass das Sprachcentrum nur einseitig ausgebildet ist (p. 452), sucht man daraus zu erklären, dass die Sprache unbedingt symmetrisches Zusammenwirken beider Seiten erfordert, und ein solches nicht durch zwei einseitig wirkende Centra erreichbar scheint.

Die frühere Topographie der Phrenologen, welche auf willkürlicher Abgrenzung der Seelenfunktionen nach „Trieben“, und noch willkürlicherer Lokalisirung derselben beruht, bedarf keiner weiteren Erwähnung.

d. Die physiologische Stellung der psychischen Funktionen.

1) Verbreitung derselben.

Während die Einen ausschliesslich der Grosshirnrinde seelische Funktionen zuschreiben, halten, wie schon erwähnt, Andere auch die Reaktionen grosshirnloser und ganz enthirnter Thiere für bewusst, nehmen also eine Mittelhirn- oder eine Rückenmarksseele an. Der Einwand, dass das einheitliche Ich-Bewusstsein einer solchen Vertheilung von Seelenfunktionen widerspreche, ist nicht entscheidend, da ja auch die Grosshirnrinde ein räumlich sehr ausgedehntes, also aus multiplen Seelenorganen zusammengesetztes Organ darstellt. Andererseits ist es, da die Grosshirnrinde anscheinend keine neuen anatomischen Elemente gegenüber den anderen Centralorganen enthält, sehr schwer sich vorzustellen, dass eine so hervorragende Funktion den Nervenzellen hier zukommen sollte und dort nicht, zumal schon bei niederen Wirbelthieren kein durchgreifender Unterschied im Verhalten des entgrosshirnten und des unverletzten Thieres angegeben werden kann, und viele Thiere, denen man doch das Bewusstsein nicht absprechen kann, kein Gehirn haben, sondern nur ein Rückenmark oder eine Ganglienkette. Freilich würde diese Betrachtung, weiter geführt, dahin leiten, auch dem Protoplasma Bewusstsein zuzuschreiben, da die niedersten Thiere keine besonderen Nervenapparate besitzen, und die Ganglienzellen höherer Thiere aus dem Eiprotoplasma hervorgegangen sind, der Keim zu psychischer Funktion, den man sich doch nur als einen niederen Grad dieser Funktion selbst denken kann, also schon im Eiprotoplasma gelegen haben müsste. Noch weiter gehen Einzelne, indem sie annehmen, eine so fundamentale Eigenschaft wie das Bewusstsein könne

*) Ganz verwerflich ist daher die Bezeichnung der motorischen Reizbezirke als „psychomotorische Centra“. Auch ist dieses griechisch-lateinische Wort grammatisch unrichtig, denn es bedeutet Centra, welche die Seele bewegen.

der Materie nicht erst in bestimmten organischen Formen neu zukommen, sondern müssen jedem Atome in nuce innewohnen. Allein mit der organisirten Form treten überhaupt so viele neue Eigenschaften auf, dass es zum Mindesten nicht widersinnig ist, auch die psychische Funktion erst hier beginnen zu lassen.

Mag nun auch jede nervöse Reaktion, also auch der Rückenmarkreflex, mit Bewusstseinserscheinungen verbunden sein, so sind diese doch einmal nicht nachweisbar und zweitens unvergleichlich unbedeutender als die an das Grosshirn oder wenigstens an die höheren Hirnabschnitte geknüpften, sei es, dass die Apparate der letzteren mit intensiverer psychischer Funktion begabt, sei es dass dieselbe durch die grosse Zahl der Apparate und deren Verbindungen zu höherer Entwicklung gelangt ist. Nachweisbar sind Bewusstseinserscheinungen überhaupt niemals an einem fremden Organismus; wir beobachten immer nur Bewegungen, und schliessen lediglich durch Analogie, dass Reaktionen, welche an uns selbst, wie wir unmittelbar wissen, mit Bewusstseinserscheinungen verbunden sind, es auch an anderen Menschen und an Thieren sind. Für die Entscheidung, ob Reflexe mit Bewusstsein verbunden sind, fehlt uns aber sogar ein Analogieschluss, da wir unsere eigenen Reflexe nach dieser Richtung nicht genügend beobachten können.

2) Beziehungen der bewussten Handlungen zum Reflex.

Viel schwieriger ist die Frage, ob der Bewusstseinsvorgang aktiv in das materielle Geschehen eingreift. Uns selbst stellt es sich so dar; unser Bewusstsein empfängt Nachrichten von der Aussenwelt, fasst Entschlüsse, und macht dieselben durch willkürliche Bewegungen geltend. Hiernach müsste der Bewusstseinsvorgang in die Bewegung materieller Theilchen eingreifen, also nach den Grundsätzen der Mechanik selber in Bewegung materieller Theilchen bestehen. Dieses Resultat ist aber einerseits unbefriedigend und unverständlich, andererseits unvereinbar mit der Freiheit unserer Entschlüsse, welche also eine grossartige Täuschung wäre. Viele nehmen das letztere an, und behaupten, dass unsere scheinbar freien Entschlüsse das streng gesetzmässige Resultat unseres Bewusstseinsinhalts und der auf uns stattfindenden Einwirkungen seien, so dass also unsere Handlungen streng mechanisch prädestinirt sind. Andere lassen, da die Identifizirung des Bewusstseins mit materieller Bewegung völlig unbefriedigend ist, die materiellen Prozesse im Gehirn, welche ihrerseits mechanischen Gesetzen folgen, also prädestinirte Handlungen hervorbringen, von den immateriellen psychischen Vorgängen nur begleitet werden, welche dann durch prästabilirte Harmonie, resp. eine

Analogie der logischen und mechanischen Abhängigkeiten, stets zu solchen Entschlüssen führen müssten, welche der mechanische Vorgang wirklich ausführt. Das Unbefriedigende dieser ebenfalls schwierigen Vorstellung liegt einerseits darin, dass es kaum denkbar ist, eine prästabilirte Harmonie anzunehmen zwischen dem logischen Gange, welchen die Lösung einer mathematischen Aufgabe nimmt, und der vermeintlichen mechanischen Verkettung der in Symbolen auf Auge und Ohr wirkenden Aufgabe mit der in Symbolen ausgesprochenen oder hingeschriebenen Lösung; — andererseits namentlich darin, dass das Psychische hier als wirkungslose Begleiterscheinung erscheinen würde; wir sehen aber die psychischen Funktionen in der Thierreihe fortschreitend zu höheren Stufen sich heranbilden, und die neuere Naturforschung ist überzeugt, dass Funktionen sich nur auf Grund ihres Nutzens entwickeln. Es muss genügen, hier auf diese alte unlösbare Schwierigkeit hingewiesen zu haben.

Betrachtet man nun die bewussten Handlungen als gesetzmässige Folge der Einwirkungen auf die Sinne, also als eine Art verwickelten Reflexes, so ergiebt sich gegenüber dem unbewussten spinalen Reflex ausser dem Bewusstsein selbst noch ein wesentlicher Unterschied: dass für den letzteren nur die augenblicklich einwirkenden centripetalen Erregungen, für den psychischen Vorgang aber auch längst vergangene centripetale Erregungen von Einfluss sind. Den Seelenorganen müssen also Apparate zugeschrieben werden, in welchen die centripetalen Erregungen eine dauernde Veränderung hinterlassen, deren psychischer Ausdruck die Erinnerung ist. Welcher Art diese Veränderungen seien, dafür fehlt jeder Anhaltspunkt zu Vermuthungen. Da indess auch die geordneten Reflexe unter der Einwirkung der centripetalen Eindrücke sich ändern (die Reaktion eines verstümmelten Thieres wird allmählich den veränderten Umständen angepasst), so ist vielleicht auch dieser Unterschied zwischen dem spinalen und dem psychischen Reflex nicht ganz durchgreifend, also wenn man ersterem Bewusstsein zuschreibt, überhaupt die Grosshirnfunktion nicht prinzipiell von derjenigen der übrigen Centra verschieden.

3) Physiologisches Schema der centralen Anordnung.

Es ergiebt sich schliesslich folgendes Gesammtschema des Centralnervensystems. Ein erstes Centrum (centrales Höhlengrau), anscheinend ohne direkten Konnex mit den höheren Sinnesnerven, besorgt die einfachsten geordneten Reflexe, bei denen wesentlich Organe der erregten Körpergegend selbst betheiligt sind; wir haben diese einfachste Art geord-

neter Reflexe als Niveau-Reflexe bezeichnet. Die zu diesen Centren gehenden sensiblen Nerven stehen aber ausserdem mit vielen anderen Niveau's und selbst mit den höchsten Centren in Verbindung. — Je höher das Centrum, um so umfassender ist sein Wirkungsbereich, indem es ausser auf seine eigenen motorischen Nerven auch auf alle tieferen Niveau's erregend und hemmend einwirken kann, wodurch immer komplizirtere Handlungen, zu denen verschiedene Niveau's zusammenwirken, zu Stande kommen können. Die höchsten Centren besitzen keine eigenen motorischen Nerven mehr, sondern wirken nur noch durch Vermittlung tieferer. Sie stehen zugleich mit höheren Sinnesnerven in Verbindung, so dass die von ihnen dirigirten Akte sich auf ungleich feiner gegliederte sensuelle Einwirkungen stützen, als diejenigen niederer Centren (z. B. auf die Netzhauteindrücke, vgl. p. 441), und die ungeheure Mannigfaltigkeit der Erregungskombinationen eine entsprechende Mannigfaltigkeit der Reaktionen rein mechanisch begreiflich erscheinen lässt.

Fast alle Handlungen sind offenbar zweckmässig, zur Ernährung, zur Abwehr u. dgl. Diese Zweckmässigkeit ist theils angeboren (vererbt), theils entwickelt und vervollkommnet sie sich beständig, was nur darauf beruhen kann, dass unzweckmässige Reflexverkettungen aufgegeben, zweckmässige gebahnt werden. Dies geschieht anscheinend unter Leitung des höchsten, mit deutlichem Bewusstsein arbeitenden Centrums. Soweit es sich nur um Erhaltung handelt, wäre als Prinzip für diese Einwirkung die Einstellung auf ein Minimum von Erregung denkbar, und dies Prinzip könnte auch auf die niedrigsten, kaum oder gar nicht bewussten Centra anwendbar sein. Zur Anerziehung der zweckmässigsten Verkettung kann anscheinend mittels der höchsten Centra jede sensible Einwirkung durch ihre Residuen (p. 456) beitragen.

Der Modus, in welchem die Verkettungen sich ändern und entwickeln, könnte wohl in bleibender oder temporärer Verlängerung resp. Verkürzung der Neuronausläufer (p. 420, 421) gesucht werden. Diese Vorgänge könnten auch dem Umstande zu Grunde liegen, dass derselbe Reiz bald nur einen Niveaureflex, bald eine bewusste Empfindung mit ihren Folgen hervorbringt.

Erwähnt sei schliesslich, dass die Centra um so erregbarer und auch um so empfindlicher gegen Schädlichkeiten sind, je höher ihre Stellung. So spricht der Athmungsreiz das Kopfmark leichter an als das Rückenmark (p. 138), ebenso viele Gifte (p. 438); endlich stirbt beim Tode das Grosshirn am frühesten, das Rückenmark am spätesten ab.

4) Koordination, Association und Mitempfindung.

Directe Verbindungen der Hirnrinde mit sensiblen oder motorischen Nervenfasern des äusseren Systems sind nach den oben dargestellten anatomischen Ermittelungen zweifelhaft und jedenfalls nur in einzelnen Gebieten vorhanden. Vielmehr ist schon gesagt, dass zu den bewussten Empfindungen und den willkürlichen Bewegungen dieselben Zwischenapparate benutzt werden, welche den Reflexen niederer und höherer Ordnung dienen (vgl. p. 420), die Seele also nicht einzelne Muskeln, sondern ganze Koordinationen erregt oder hemmt, wodurch ihr Arbeit erspart wird. Sie kann sogar dieselben nicht ersetzen, und kann Bewegungen, welche reflektorisch durch sensible Nerven dirigirt werden, nicht zu Stande bringen, wenn letztere durchschnitten sind. Näheres hierüber in Cap. XII. unter Muskelgefühl.

Neben den angeführten zweckmässigen Zusammenordnungen von Bewegungen giebt es auch solche, welche als Mängel oder Schwächen bezeichnet werden könnten; man nennt sie im Gegensatz zu den Koordinationen associirte Bewegungen oder Mitbewegungen (im engeren Sinne). Hierher gehört z. B. das Runzeln der Stirn bei einer starken körperlichen oder geistigen Anstrengung. Jedoch ist nicht ausgeschlossen, dass diese Associationen einen gewissen Nutzen haben; wahrscheinlich ist dies z. B. von dem Zukneifen der Augenlider beim Niesen (Donders). Von den Bewegungsassociationen kann man sich durch den Willen jedesmal, und durch häufige Wiederholung dieses Wollens, Uebung, dauernd frei machen; die Unabhängigkeit beider Hände von einander beim Klavierspielen muss erst erworben werden.

Als Mitempfindung bezeichnet man Empfindungen im Bereiche anderer Fasern als objektiv erregt sind. Ein derartiger Fall ist die Irradiation, das Uebergreifen der scheinbaren Erregung auf die Nachbarschaft einer erregten Hautnervenfaser, wahrscheinlich durch die Verhältnisse der grauen Substanz (vergl. Kap. XII. unter Tastsinn). In anderen Fällen erscheinen auch entfernte Fasern erregt, vermuthlich ebenfalls durch nahes Entspringen in der grauen Substanz; z. B. Kitzel im Kehlkopf bei Berührung des äusseren Gehörgangs nahe dem Trommelfell (beide werden von Vagusfasern versorgt). Auch die Irradiation lässt sich durch Uebung vermindern (Verkleinerung der Empfindungskreise bei Blinden, s. Kap. XII.).

c. Der Schlaf.

In ziemlich regelmässigen Intervallen werden die psychischen Funktionen durch den Schlaf auf längere Zeit unterbrochen. Das

Einschlafen wird durch körperliche und geistige Ermüdung befördert, kann aber trotz starker Müdigkeit durch den Willen und besonders durch Sinnesreize unterdrückt werden. Andererseits ist Abhaltung der Sinnesreize, z. B. Dunkelheit, Stille, die gleichmässige Wärme des Bettes, dem Einschlafen förderlich und kann auch ohne Ermüdung Schlaf bewirken. Das Erwachen geschieht ebenfalls meist durch Sinnesreize, wie Tageshelle, Anrufen, Berührungen.

Das Einschlafen ist wie das Erwachen ein plötzlicher Vorgang, doch geht ersterem ein kurzes Uebergangsstadium voraus, in welchem die sinnlichen Wahrnehmungen undeutlich werden und Täuschungen oder Hallucinationen, d. h. Sinnesbilder ohne reelle äussere Ursache, auftreten. Im Schlafe selbst sind nur die Grosshirnfunktionen suspendirt, aber nicht vollständig (Träume); die automatischen und reflektorischen Thätigkeiten und die Eingeweidefunktionen bleiben in regelmässigem Gange. So wehrt der Schlafende sich gegen kitzelnde Berührung, ändert unbequeme Lagen, bedeckt entblösste Körperstellen. Hierher gehört auch, dass stark gefüllte Blase und Mastdarm im normalen Schlaf keine reflektorische Entleerung machen, sondern ein höherer Hemmungsreflex oder Erwachen eintritt. Das Gesicht ist meist etwas geröthet, die Lider geschlossen, die Augäpfel nach innen und etwas nach oben gedreht (nach Sander nur im Beginn und gegen Ende des Schlafes, nach Grut bei tiefem Schlaf etwas nach aussen), die Pupillen verengt, erweitern sich aber auf jeden Sinnesreiz, der Puls und die Athmung verlangsamt, letztere auch in ihrem Habitus verändert: die Exspiration ist im Verhältniss zur Inspiration länger als im Wachen, und die Rippenathmung im Verhältniss zur Zwerchfellathmung begünstigt; ferner zeigt sich im Rhythmus eine Gruppenbildung, welche an das Cheyne-Stokes'sche Phänomen (p. 138) erinnert (Mosso). Die Gefässe der Extremitäten sind im Schlafe erweitert (das Armvolum ist vergrössert, Howell) und kontrahiren sich durch Sinnesreize und beim Erwachen; das Gehirn scheint also im Schlaf blutärmer zu sein als im Wachen, jedoch nimmt sein Volum beim Erwachen nicht immer zu, sondern zuweilen ab; übrigens fehlt es nicht an abweichenden Angaben (vgl. auch unten sub III. b).

Ueber Aenderungen im Gaswechsel s. p. 122, 233. Dass Blutarmuth des Gehirns Ursache, oder vielleicht nur Bedingung des Schlafes ist, schliesst man u. A. auch daraus, dass junge Hunde, welche leicht durch Streicheln in Schlaf versetzt werden, nicht einschlafen, wenn der Kopf nach unten hängt (Tarchanoff). Junge Hunde sterben, wenn man sie am Schlafe hindert, nach wenigen Tagen unter starker Abkühlung und Gewichtsverminderung (v. Manassein).

Die Träume sind im Schlafe auftretende Hallucinationen mannigfachster Art. In den sich abspielenden scheinbaren Erlebnissen des Schlafenden, von welchen übrigens die Erinnerung nur sehr unvollkommen berichtet, fehlt die logische Beherrschung, so dass unmögliche Kombinationen von Thatsachen, geistreich erscheinende, aber in Wirklichkeit sinnlose Unterhaltungen und Lösungen von Aufgaben vorkommen. Bei manchen Träumen lässt sich ein äusserer Eindruck (Entblössung, Stoss) als Veranlassung nachweisen.

Die Tiefe des Schlafes lässt sich durch die Intensität des zum Erwecken nöthigen Reizes ermessen (Kohlschütter). Sie nimmt vom Beginn des Schlafes zuerst sehr schnell, dann langsamer zu, bis etwa zum Ende der ersten oder zweiten Stunde, dann wieder ab, zuerst schnell, dann sehr langsam bis zum Erwachen; gegen Morgen soll eine nochmalige Vertiefung eintreten (Mönninghoff & Piesbergen). Häufig stellen sich ohne bekannte Ursachen Verflachungen ein, denen dann wieder Vertiefungen folgen; je tiefer der Schlaf überhaupt wird, um so länger dauert er.

Die nähere Ursache, welche die Grosshirnrinde ausser Thätigkeit setzt, ist unbekannt. Die meisten Angaben über Veränderungen im Gehirn sind unbewiesene und zum Theil höchst unwahrscheinliche Vermuthungen. Die oben angegebenen Thatsachen zeigen, dass Schlaf und Wachen im engsten Zusammenhang mit den Sinneseindrücken stehen, und man könnte sagen, dass zur Erhaltung der gewöhnlichen Thätigkeit der Rinde, d. h. des wachen Zustandes, beständige Sinneseindrücke nöthig sind, womit aber das Räthsel keineswegs gelöst ist. An einem Individuum, welches anästhetisch und ausserdem einseitig blind und taub war, trat bei Verschluss des noch fungirenden Auges und Ohres stets Schlaf ein, und nur Eindrücke auf diese Organe machten Erwachen (Strümpell).

Am unwahrscheinlichsten sind diejenigen Schlaftheorien, welche eine Einwirkung von Ermüdungsstoffen oder toxischen Stoffwechselprodukten auf die Hirnrinde behaupten (Preyer, Errera u. A.). Manche nehmen an, dass der Schlaf auf vasomotorischer Verengerung der Hirngefässe beruhe (s. oben). Andere wollen ihn auf Retraktion der Dendriten der Rindenzellen (p. 421, 457) zurückführen, wofür gewisse noch der Bestätigung bedürftige Beobachtungen an der Rinde narkotisirter Thiere nach der Golgi'schen Methode geltend gemacht werden (Demoor u. A.).

Abnorme Schlafarten, in welchen Gehbewegungen und andere selbstständige Handlungen vorkommen, nennt man Somnambulismus; abnorm tiefer Schlaf, mit Unmöglichkeit des Erweckens und ungehemmten reflektorischen Entleerungen, kommt pathologisch und toxisch vor, und wird als Sopor oder Koma bezeichnet. Als Hypnotismus bezeichnet

man eine Art von Somnambulismus, welcher bei manchen Personen durch verschiedene Mittel hervorgerufen werden kann; was bei letzteren wesentlich und was unwesentlich ist, lässt sich aus den ziemlich kritiklosen Angaben dieses Gebietes nicht entnehmen; die Reflexerregbarkeit soll im hypnotischen Zustande erhöht sein (HEIDENHAIN). Thiere werden durch behutsames Niederlegen in einen Ruhezustand versetzt (KIRCHER's Experimentum mirabile), welcher von Einigen als Schlaf oder Hypnotismus, von Anderen als blosse Einschüchterung angesehen wird.

f. Zeitliche Verhältnisse der psychischen Funktionen.

Bei der Bestimmung von Sterndurchgangszeiten nach dem Gehör (Pendelschläge) nahmen die Astronomen wahr (MASKELYNE 1785, BESSEL 1814 u. A.), dass die Angaben zweier Beobachter um eine konstante Zeitgrösse differiren (die sog. persönliche Gleichung). Dieselbe Erscheinung zeigte sich, als (seit 1854) die Zeiten nicht mehr nach dem Gehör, sondern durch graphische Zeichen auf rotirenden Cylindern markirt wurden. Die Vermuthung, dass die Ursache in einem (individuell variirenden) Zeitverlust zwischen der optischen Einwirkung und der reaktiven Bewegung liege, wurde zur Gewissheit, als auch bei Beobachtung künstlicher Sterndurchgänge, deren absoluter Moment sich selbst aufzeichnete, eine messbare Zeit, bis über $1/3$ Sekunde verging, ehe der Beobachter den Vorgang markirte (HIRSCH & PLANTAMOUR 1863). Aus diesen Anfängen entwickelten sich die folgenden Messungen psychischer Zeitaufwände.

1) Die Reaktionszeit.

Die eben erwähnte Zeit zwischen einem Sinneseindruck und der (verabredeten) bewussten Reaktion auf denselben, entweder roh oder nach Abzug der sensiblen und motorischen Nervenleitungszeit und der muskulären Latenzzeit, bezeichnet man als **Reaktionszeit** (EXNER).

Die astronomische Registrirmethode mit ihren mannigfachen Variationen dient denn auch zur Messung der Reaktionszeit; auf einer gleichmässig rotirenden Fläche, wie beim Kymo- oder Myographion, werden durch den Reiz und die reaktive Muskelbewegung zwei Marken gemacht und deren Abstand gemessen; meist wird die Zeit gleichzeitig durch ein Sekundenpendel oder eine Stimmgabel aufgeschrieben; die Uebertragung auf die Schreibspitzen geschieht meist elektromagnetisch. Mechanische und elektrische Reize lassen sich am leichtesten notiren, ebenso die Reaktion, wenn sie eine Handbewegung ist, welche einen Kontakt öffnen kann. Optische und akustische Reize kann der Apparat selbst, z. B. als elektrischen Funken und dessen Knall, in einer Durchgangslage auslösen (vgl. p. 268); auch kann das Anreissen einer Metallsaite mit metallischem Stift den Registrirstrom im Momente des akustischen Vorgangs öffnen; akustische Reaktionen (Aussprechen eines Lautes) können phonautographisch notirt werden. Endlich kann auch die POUILLET'sche Methode (p. 269) oder Uhrwerke mit Zeigerarretirungen (HIPP'sches Chronoskop) zur Messung

benutzt werden; im letzteren Fall setzt der Experimentator den Zeiger gleichzeitig mit der Reizgebung in Bewegung, oder lässt gleichzeitig den Strom durch eine GEISSLER'sche Röhre gehen, welche das Objekt beleuchtet; die Reaktion der Versuchsperson arretirt den Zeiger. Alle diese Methoden, deren Zahl sich beständig vermehrt, dienen zugleich zur Messung der Reflexzeit (p. 415) und indirekt zu derjenigen der Leitungsgeschwindigkeit sensibler Nerven (p. 366).

Da die Reaktionszeit u. A. die Wahrnehmungszeit und die Zeit der Entschlussfassung enthält, so ist es verständlich, dass sie ungemein variabel ist. Sie variirt vor Allem nach dem Sinnesorgan und innerhalb desselben Sinnes auch nach der Reizstelle, auch abgesehen von der Verschiedenheit der Nervenlängen, welche die Erregung zu durchlaufen hat, so dass schon dieser Umstand die Messungen der Leitungsgeschwindigkeit mittels der Reaktionszeit vereitelt (vgl. p. 366); geübtere sensible Bezirke, z. B. die Netzhautmitte, die Fingerkuppen, bedingen raschere Reaktion als weniger geübte desselben Sinnes (Peripherie der Netzhaut, Armhaut). Ferner reagiren die Individuen je nach ihrem Temperament und der augenblicklichen Stimmung verschieden rasch. Auf stärkere Reize wird schneller reagirt; Kälte verkürzt, Alkohol verlängert die Reaktionszeit. Dieser Verlängerung geht eine Verkürzung voran; bei Aether, Chloroform etc. erfolgt zuerst Verlängerung und dann Verkürzung. Am meisten endlich kommt es auf Aufmerksamkeit und Uebung an; vorheriges Avertiren verkürzt die Reaktionszeit. (DONDERS & DE JAGER, EXNER, v. KRIES & AUERBACH u. A.) Die Reaktionszeit beträgt in Sekunden bei

optischem Reiz	akustischem Reiz	Tastreiz	Geschmacksreiz	Beobachter
0,200	0,149	0,182 (Hand)	.	HIRSCH
0,225	0,151	0,155	.	HANKEL
0,188	0,180	0,154 (Nacken)	.	DONDERS
0,194	0,182	0,130 (Stirn)	.	v. WITTICH
0.175	0,128	0,188	.	WUNDT
0.151	0,136	0,128 (linke Hand)	.	EXNER
0,191	0,122	0,147	.	AUERBACH
		0,089 (Zunge)	0,16—0,22	v. VINTSCHGAU

Auf Wärmereize wird viel später reagirt als auf Kältereize (GOLDSCHEIDER, v. VINTSCHGAU); von der Reaktionszeit müsste übrigens hier die Zeit abgezogen werden, welche die Wärmeleitung von der Berührungsstelle bis zu den nervösen Apparaten erfordert. Für Geruchsreize lassen sich die Bestimmungen nicht mit genügender Genauigkeit ausführen; die Reaktionszeit wird zu 0,3—0,7 sek. angegeben (BUCCOLA, BEAUNIS).

Nach neueren Untersuchungen (WUNDT und dessen Schüler) fällt die Reaktionszeit sehr verschieden aus, je nachdem die Spannung mehr auf die Wahrneh-

mung oder auf die reaktive Bewegung gerichtet ist; die „sensorielle“ Reaktionszeit ist viel länger als die „muskuläre“. Hierdurch verlieren die Zahlenwerthe überhaupt sehr an Interesse. Auch Beziehungen zu den Athmungsphasen, zur Pulsfrequenz u. dgl. werden beobachtet.

Reaktionen, welche im Nachlass einer Kontraktion bestehen, erfolgen ebenso schnell vie reaktive Kontraktionen (Gad & Orschansky).

Die Reaktionszeiten sind, wie man sieht, viel länger als die Reflexzeiten. Die Verkürzung der ersteren durch Uebung kann so gedeutet werden, dass oft wiederholte Reaktionen dem Charakter des Reflexes sich nähern.

2) Die Wahrnehmungszeiten.

Die Reaktionszeit setzt sich, wie man annehmen darf, zusammen aus einer für die Wahrnehmung und einer für die Entschlussfassung nöthigen Zeit, in welcher letzteren die Zeit der etwa erforderlichen Ueberlegung inbegriffen ist.

Der sensuelle Antheil der Reaktionszeit ergiebt sich schon aus dem verschiedenen Werthe der letzteren bei verschiedenen Sinnesorganen und Sinnesregionen. Er setzt sich zusammen: 1. aus der Zeit während welcher der Sinnesreiz auf das Sinnesorgan wirken muss, um überhaupt wahrgenommen zu werden; diese Zeit kann man die Präsentationszeit nennen; 2. aus der Zeit bis zum Bewusstwerden der Empfindung, welche man Wahrnehmungszeit nennen kann; 3. aus der Zeit bis zur Erkennung der besonderen Qualitäten der Empfindung (Farbe, Helligkeit, Tonhöhe, Gestalt etc.), der sog. Apperceptionszeit.

1. Ueber Präsentationszeiten (zuweilen mit der Apperceptionszeit verwechselt) existiren hauptsächlich optische Bestimmungen. Zur Wahrnehmung überhaupt genügen hier fast unmessbare kurze Einwirkungen, wie die Sichtbarkeit des Blitzes, des elektrischen Funkens und der durch solche beleuchteten Gegenstände beweist. Soll der Gegenstand genau erkannt werden, z. B. grosse Buchstaben, so beträgt die erforderliche Präsentationszeit etwa 0,0005 sek.; sie ist um so grösser, je kleiner das Objekt und je weniger es sich von seinem Grunde auszeichnet; folgt unmittelbar auf das Verschwinden eines Objekts ein zweites, so muss das erste, um erkannt zu werden, länger betrachtet werden, und zwar um so länger je stärker der zweite Reiz und je komplizirter gestaltet das erste Objekt ist (Helmholtz & Baxt; ähnlich sind die neueren Ergebnisse von Cattell). Richtet man vor der momentanen Beleuchtung eines bekannten Objekts die Aufmerksamkeit auf einen Theil desselben, so wird derselbe wahrnehmbar, während er es vorher wegen zu kurzer Beleuchtung nicht war (Helmholtz). Natür-

lich dürfen diese Zeiten nicht mit den viel längeren Zeiten, welche das Erkennen selbst in Anspruch nimmt, verwechselt werden; das Erkennen erfolgt, nachdem das Objekt längst verschwunden ist, mittels des Nachbildes und der Erinnerung. Auf akustischem Gebiet ist die Frage der Präsentationszeit verwickelter, da das Objekt selber, z. B. eine Tonhöhe, erst in der Zeit sich darstellen kann; zur Erkennung eines Tones müssen 16 bis 20 Schwingungen desselben auf das Ohr gewirkt haben (Exner), die Präsentationszeit wächst also mit abnehmender Höhe; indess mischt sich hier die Wahrnehmungszeit selber bei (s. unten).

2. Die Wahrnehmungszeit (Perceptionszeit) lässt sich nicht messen. Einen gewissen Aufschluss erhält man aus den Unterschieden der Reaktionszeiten bei derselben Versuchsperson. Nimmt man an, dass die Ueberlegung und der Entschluss stets gleiche Zeit kostet, welches auch der Sinnesreiz sei (was übrigens sehr zweifelhaft ist), so müsste z. B. in den Versuchen von Hirsch (p. 462) für den optischen Reiz die Wahrnehmungszeit jedenfalls mehr als 0,051 sek. betragen, da die optische Reaktionszeit um diesen Betrag länger ist als die akustische, und bei letzterer die Wahrnehmungszeit nicht Null sein kann. Da die akustische Reaktionszeit bei tiefen Tönen länger ist als bei hohen (G. Martius), so müssen erstere langsamer wahrgenommen werden.

3. Ueber Apperceptionszeiten existiren zahlreiche Versuche. Sie bestehen meist darin, dass die Versuchsperson erst dann zu reagiren hat, wenn sie die Objektqualität erkannt hat, z. B. ob das präsentirte Licht roth oder blau, central oder peripherisch, nahe oder fern, ob der Schall ein Ton oder ein Geräusch war. Um dies zu sichern, kann man entweder bei unregelmässig wechselnden Qualitäten nur auf eine bestimmte reagiren lassen, z. B. nur auf rothes Licht, während der Experimentator nach Belieben Roth und Blau erscheinen lässt, oder man kann das Objekt mit der Reaktion verschwinden lassen, z. B. durch Oeffnung des lichtgebenden Stroms bei der Geissler'schen Röhre, und die Erkennung der Qualität seitens der Versuchsperson durch Angabe konstatiren. In allen diesen Fällen zeigt sich die erforderliche Zeit länger als bei einfacher Reaktion auf Licht, Schall etc. überhaupt; wenn man die letztere Zeit (die sog. einfache Reaktionszeit) von der gefundenen Zeit in Abzug bringt, so ergiebt sich die Verlängerung, d. h. die Apperceptionszeit. Dieselbe betrug in Sekunden

nach v. Kries & Auerbach:

für optische Richtungslokalisation 0,011
„ Farbenunterscheidung. 0,012

für Gehörslokalisation	0,015—0,062
„ Unterscheidung zweier Töne	0,019—0,034
„ Lokalisation von Tastempfindungen	0,021
„ optische Entfernungslokalisation	0,022
„ Unterscheidung von Ton und Geräusch	0,022
„ Unterscheidung zweier verschieden starker Tastreize	0,033—0,053
nach v. Vintschgau & Durig:	
„ Unterscheidung zweier elektrischer Hautreize am gleichen Punkte,	
an der Stirn	0,022—0,056
am Vorderarm	0,033—0,056
nach Wundt & Friedrich:	
„ Unterscheidung von 2 Farben	0,019—0,084
„ „ „ 4 „	0,066—0,234
„ Erkennung 1—3ziffriger Zahlen	0,320—0,346
„ „ 4 „ „	0,481 *)
„ „ 5 „ „	0,670
„ „ 6 „ „	1,043
nach Tigerstedt & Bergquist:	
„ Erkennung 1—3ziffriger Zahlen	0,015—0,035
nach Wundt & Merkel:	
„ Erkennung einer Ziffer	0,021—0,025
nach v. Vintschgau:	
„ Unterscheidung zweier Geschmäcke	0,12—0,22

3) Die Ueberlegungs- und Entschlusszeit (Wahlzeit).

Zunächst zeigt sich der nicht sensuelle Bestandtheil der Reaktionszeit dadurch deutlich, dass dieselbe bei stets gleichem Reiz verschieden ausfällt, je nach der Art der Reaktion. So reagirt auf einseitigen Hautreiz die gleiche Seite schneller als die entgegengesetzte, ausserdem aber die rechte Seite überhaupt etwas schneller als die linke; ferner wird auf Gehörtes am schnellsten durch Nachsprechen reagirt, offenbar wegen grösserer Verwandtschaft zwischen Reiz und Reaktion (Donders & de Jager). Ist für die Art der Reaktion eine besondere Ueberlegung nöthig, so verlängert dies die Reaktionszeit beträchtlich, um so mehr je komplizirter die Ueberlegung ist. Eine Ueberlegung wird erforderlich, wenn verabredet ist, dass jeder der Reize, zwischen denen der Experimentator wählt, von der Versuchsperson mit einer besonderen Reaktion beantwortet werden soll, z. B. rechtsseitige Hautreize mit der rechten, linksseitige mit der linken Hand, oder rothes Licht mit der einen, blaues mit der andern, oder eine gezeigte unter 10 Nummern mit dem entsprechenden der 10 Finger. In der Reihenfolge

*) Die mit 18 anfangenden 4ziffrigen Zahlen werden schneller erkannt, ohne Zweifel wegen ihres häufigeren Vorkommens.

dieser Beispiele wächst ungefähr die Reaktionszeit. Soll jede vorgesprochene Silbe nachgesprochen werden, so ist die Verlängerung gegenüber dem Nachsprechen von stets derselben Silbe geringfügig ($^1/_{12}$ sek.), weil hier kaum Ueberlegung nöthig ist.

4) Komplizirtere psychische Prozesse.

Je grösser die gestellte Aufgabe, um so länger ist im Allgemeinen die erforderliche Zeit. Messungen existiren für die Zeit, die es kostet, zu einem gezeigten Wort einen verwandten Begriff zu finden (Assoziationszeit, Galton, Wundt & Trautschold); doch haben schon hier wegen der grossen individuellen Verschiedenheiten die absoluten Zeitwerthe wenig Interesse. Noch grösser würde der Einfluss des Individuums sein, wenn es gälte, zu einem Wort einen Reim, zu einer Frage eine Antwort zu finden.

5) Die Zeitempfindung (der Zeitsinn).

Hier mögen noch die Versuche erwähnt werden über die Trennung ungleichzeitiger Eindrücke und über die Schätzung von Zeitintervallen. Nach einer Zusammenstellung von Exner

erscheinen als gleichzeitig:	wenn ihre wahre Zeitdifferenz beträgt:
zwei Geräusche (elektrische Funken)	0,002 sek.
„ Tasteindrücke am Finger	0.0277 „
„ Lichteindrücke, Netzhautmitte	0,044 „
„ „ Netzhautperipherie	0,049 „
Tast- und dann Lichteindruck	0,05 „
Schall und dann Licht	0,06 „
zwei Geräusche, jedes in einem Ohr	0,064 „
Licht und dann Tasteindruck	0,071 „
Licht und dann Schall	0,16 „

Der Grund scheint darin zu liegen, dass eine Sinnesempfindung gleichsam zeitlich irradiirt, d. h. das Bewusstsein für einige Zeit so in Anspruch nimmt, dass innerhalb derselben kein Zeitbewusstsein eintritt.

Die Genauigkeit der Schätzung von Zeitintervallen ist meist zusammen mit dem Gedächtniss für Zeitintervalle so geprüft worden, dass man ein variables Intervall (z. B. zwischen zwei Metronomschlägen) einem gegebenen derselben Art gleich zu machen versuchte, oder nachsah, ob sehr kleine Unterschiede zweier Intervalle erkannt wurden (Vierordt, Wundt und deren Schüler). Hierbei zeigt sich, dass kleine Zeiten leicht überschätzt, grosse unterschätzt werden, dass ferner längere Intervalle nach kürzeren besonders lang erscheinen, und umgekehrt, also eine an den Kontrast erinnernde Beziehung (vgl. beim Sehorgan). Mit Reizungen erfüllte Zeiten erscheinen länger als gleich lange leere; für längere Zeitbeträge gilt jedoch das Umgekehrte (Meumann). Andere Resultate dieser Versuche können hier übergangen werden.

III. Chemie, Ernährung und Druckverhältnisse des Cerebrospinalorgans.

a. Die chemische Zusammensetzung.

Trotz zahlloser Untersuchungen ist die chemische Zusammensetzung der Hirn- und Rückenmarkssubstanz noch sehr wenig bekannt, weil sie äusserst zersetzliche Bestandtheile enthält; bestenfalls würde die Analyse die Zusammensetzung des todten Organs ermitteln können, während die funktionirenden Bestandtheile des lebenden aus den p. 291 angeführten Gründen wahrscheinlich sich jeder Feststellung entziehen. Die bis jetzt gefundenen Bestandtheile der weissen Substanz sind: Cerebrin, Lecithin, Protagon, Nuklein und wahrscheinlich noch höhere Verbindungen dieser Körper; Albumin, Kalialbuminat und Globulinkörper; Neurokeratin; Cholesterin, Fette; Kreatin, Xanthin, Hypoxanthin; Inosit und ein Zuckeranhydrid; Milchsäure (gewöhnliche, Gscheidlen), flüchtige Fettsäuren; Salze und Wasser. Die graue Substanz unterscheidet sich von der weissen chemisch hauptsächlich durch grösseren Wassergehalt, und unter den festen Bestandtheilen durch mehr Eiweiss, Lecithin und Milchsäure, weniger Cholesterin, Fett und Protagon. Die Reaktion ist neutral oder alkalisch, nach dem Absterben in der grauen Substanz sauer (Langendorff, Halliburton).

Sehr viele Substanzen, welche jetzt als Zersetzungsprodukte des Lecithins, oder als Gemenge von solchem mit anderen Körpern erkannt sind, sind früher als genuine Hirnbestandtheile beschrieben worden. Auch die oben genannten Bestandtheile sind vielleicht selbst Zersetzungsprodukte komplizirterer präexistirender Verbindungen. Die quantitative Zusammensetzung der grauen und weissen Substanz ist folgende (Petrowsky):

	Graue Substanz.	Weisse Substanz.
Wasser	81,6 pCt.	68,4 pCt.
Feste Bestandtheile	18,4 „	31,6 „
Die letzteren für sich enthalten:		
Eiweissstoffe und Leim	55,4 „	24,7 „
Lecithin	17,2 „	9,9 „
Cholesterin und Fette	18,7 „	51,9 „
Cerebrin	0,5 „	9,5 „
In Aether unlösliche Substanz	6,7 „	3,3 „
Salze	1,5 „	0,6 „

Ueber den Stoffumsatz in den Centralorganen ist Nichts weiter bekannt, als dass dieselben wie andere Gewebe arterielles Blut in venöses verwandeln, also Sauerstoff verzehren und Kohlensäure bilden; über die zu Grunde liegenden Oxydations- oder wahrscheinlicher Spaltungs- und Restitutionsprozesse (p. 311 f.) weiss man durchaus Nichts.

Vermuthlich ist der Umsatz in der grauen Substanz, d. h. in den Nervenzellen, weit lebhafter als in der lediglich aus Nervenfasern und Neuroglia (p. 403) bestehenden weissen; hierauf deutet der viel grössere Gefässreichthum der ersteren.

b. Die Abhängigkeit vom Blutkreislauf.

Von der Cirkulation sind die Centralorgane in hohem Grade abhängig, und zwar anscheinend in ähnlicher Abstufung wie ihre Erregbarkeit gegen Reize (vgl. p. 457). Das Bewustsein schwindet durch Anämie der Hirnrinde, wohl richtiger durch Verminderung des Blutdruckes, sehr leicht (Ohnmacht), z. B. bei Verblutung oder zu schwacher Herzthätigkeit; erhöhter Blutdruck (Kongestion) scheint Aufregung, Delirien und endlich Koma (p. 460) zu erzeugen. Diese Verhältnisse können leider an Thieren nicht genügend untersucht werden. Schon weniger abhängig zeigen sich die Organe des Kopfmarks, jedoch werden sie, wie gehörigen Orts bemerkt, durch mangelhaften Gaswechsel und durch Kreislaufsunterbrechung stark erregt, und schliesslich unerregbar; ausserdem ist nachgewiesen, dass blosse Blutdruckerhöhung erregen kann, z. B. den Puls mittels der Vagi verlangsamt. Am Rückenmark ist es schon schwierig, auch nur die dyspnoische resp. anämische Erregbarkeit nachzuweisen (vgl. p. 418). Das Gehirn, das hiernach am meisten eines sehr konstanten Blutzuflusses bedarf, besitzt in den Anastomosen des Circulus Willisii eine Sicherung gegen plötzliche Cirkulationsstörungen.

Die Beobachtung der Cirkulation im Gehirn kann an der Rinde durch Bloslegung mittels Trepanation, allgemeiner durch Messung des venösen Ausflusses oder durch Beobachtung des Drucks im peripherischen Ende einer durchschnittenen Karotis erfolgen. Nach Unterbindung der vier Hirngefässe sinkt dieser Druck, steigt aber dann wieder beim Hunde, woraus auf anderweitige Blutzuflüsse geschlossen wird (Corin). Der Halssympathicus enthält verengende Fasern für die Hirnarterien, wie sich aus der Steigerung des Drucks im peripherischen Karotisende bei der Reizung ergiebt, während der allgemeine Blutdruck unverändert bleibt; die Wirkung tritt nicht ein bei Reizung des Sympathicus der andern Seite, sie ist also halbseitig, und der Circulus Willisii nicht ausreichend, um die Wirkung auch auf die andere Karotis zu übertragen (Hürthle, E. Cavazzani). Von andrer Seite (Roy & Sherrington) werden die vasomotorischen Einflüsse auf die Hirnarterien in Abrede gestellt, weil das Hirnvolum, durch einen in die Schädelhöhle eingeführten Onkographen (p. 79) gemessen, bei der Erstickung nicht ab-, sondern zunimmt, und ebenso der venöse Abfluss (Reiner & Schnitzler); die Hirngefässe nehmen also am allgemeinen Gefässkrampf (auch an demjenigen durch Nebennierenextrakt, p. 183, Spina) nicht Theil, sondern werden durch denselben collateral stärker mit Blut versorgt; Anämie des Gehirns kann daher durch die Reizung des Gefässcentrums sich selber korrigiren; auch Stoffwechselprodukte, namentlich Säuren, sollen auf die Hirngefässe direkt nur erweiternd wirken. Aehnlich drängt Kälte, welche die mei-

sten Gefässgebiete verengt, dem Gehirn Blut zu, da seine Gefässe an der Verengung nicht theilnehmen, sondern sich anscheinend sogar erweitern (Wertheimer).

Da die Rindengefässe länger, dünner und widerstandsreicher sind als die Gefässe der basalen Organe, so soll bei Tonusnachlass in den letzteren die Rinde anämisch werden, und dieser Zustand dem Schlafe, der Ohnmacht u. dgl. zu Grunde liegen (Heger mit de Boeck & Verhoogen); die dyspnoische Gefässerweiterung (s. oben) tritt, wie sich durch Beobachtung der Netzhautgefässe und durch thermoelektrische Vergleichung von Basis und Rinde nachweisen lässt, in beiden Gefässgebieten ein (dieselben).

Von besonderen Einrichtungen des Hirnkreislaufs ist ausser dem Circulus Willisii noch zu erwähnen, dass bei Drehungen des Kopfes die eine Vertebralarterie gedrückt und gedehnt, die andere aber um ebensoviel entspannt werden soll, wodurch sich die Wirkung auf die Basilararterien ausgleichen würde (L. Gerlach). In ihrem Verlauf durch die Knochenkanäle sind ferner die Hirnarterien von Venenplexus umgeben, so dass ihre Pulsationen zugleich den Venenblutlauf fördern müssen (Rüdinger).

Die Körperhaltung (horizontal, vertikal mit dem Kopf oben oder unten) hat auf den Druck in den Hirngefässen bei geschlossener Schädel- und Spinalkapsel nur wenig Einfluss (s. sub c), dagegen grossen nach Eröffnung. Manche Thiere sterben, wenn man sie nach der Trepanation vertikal mit dem Kopf nach oben stellt, und noch leichter, wenn man die Centrifugalkraft an Stelle der Schwere setzt (Marey u. A.). Die Schilddrüse soll ein kollaterales Blutreservoir gegen plötzliche Lageänderungen darstellen (Liebermeister); der Halsumfang ist beim Liegen grösser als beim Stehen (Meuli). Auch soll die Schilddrüse, bei starkem arteriellen Blutdruck anschwellend, ihrerseits die Karotiden komprimiren (Guyon).

Die Temperatur des Gehirns, durch Einführung feiner Thermometer in die Schädelhöhle gemessen, ist etwas niedriger als die des Rektum, und steigt durch funktionelle Einflüsse, bei welchen jedoch nicht nachweisbar ist, ob die Steigerung mit psychischer Thätigkeit zusammenhängt (A. Mosso).

Bei Kaltblütern sind die Funktionen des Cerebrospinalorgans vom Kreislauf viel weniger abhängig. Aber auch hier sind in neuerer Zeit Lähmungszustände nach Aufhören der Blutzufuhr beobachtet (Ringer & Murrel, v. Anrep, Luchsinger u. A.); zuerst fallen die Grosshirnfunktionen aus (Martius). In sauerstofffreier Atmosphäre werden Frösche völlig bewegungslos (Aubert).

c. Die Hirnbewegungen und der Hirndruck.

Die Druckverhältnisse des Gehirns sind durch seine Einschliessung in die unnachgiebige Schädelkapsel komplizirt und vor der Hand nicht übersehbar. Wäre der Schädel in sich abgeschlossen, so müsste u. A. jede Erweiterung der Hirngefässe zu einer Kompression der Kapillaren, also verlangsamter Strömung führen (Geigel). Der Duralsack kommunizirt aber mit demjenigen des Rückenmarks, welcher in einen nachgiebigen Venenplexus eingeschlossen ist; in einem solchen System muss oben negativer, unten positiver Druck herrschen, der hydrostatische Indifferenzpunkt (Hermann) liegt in der Höhe der Schädelbasis (Grashey). Der Blutstrom in einem solchen System hat wesentlieh andere Bedingungen als sonst: die Pulswellen werden

zum Theil reflektirt und nicht blos durch die Elastizität der Arterienwände, sondern auch durch Vermittelung der Umgebung fortgepflanzt und müssen einen entgegengesetzten Venenpuls machen (Grashey), welcher in der That beobachtet ist (Berthold, Althann u. A.). Bei geöffnetem Schädel oder Spinalkanal ändern sich die Verhältnisse wesentlich.

Die cirkulatorischen und respiratorischen Schwankungen des Gefässvolums bewirken am blosgelegten und (wegen der Fontanellen) am kindlichen Gehirn die Hirnbewegungen, deren Kurve (durch Fühlhebel oder plethysmographisch gewonnen, indem der Schädel selbst als Plethysmograph benutzt wird, Mosso u. A.) mit der des Arteriendrucks grosse Aehnlichkeit hat; sie scheinen bei geschlossenem verknöchertem Schädel unmöglich zu sein, wenn nicht etwa der Liquor cerebrospinalis einen Abfluss gefunden hat. Die respiratorischen Hirnbewegungen sind vorzugsweise venösen Ursprungs (Fredericq). Die etwaige mechanische Bedeutung des Liquor, der Plexus chorioidei u. s. w. sind zur Zeit noch nicht übersehbar.

Bei geschlossenem Arachnoidalsack hat der Liquor mässigen positiven Druck (bei Thieren 70—150 mm Wasser, Dean, Hill u. A.), im Allgemeinen gleich dem Venendruck (Bayliss & Hill); seine Oscillationen gehen, ganz wie die zum Theil von ihnen abhängigen Hirnbewegungen, den arteriellen und namentlich den venösen Druckschwankungen, besonders denjenigen in den Venenplexus des Spinalkanals, parallel (Knoll). Künstliche Erhöhung des Drucks im Schädelraum (Leyden; Naunyn & Schreiber u. A.) bewirkt Schmerz, und dann alle Erscheinungen der Reizung und nachfolgenden Lähmung der Centralorgane, welche bei Arterienverschluss beobachtet werden, also Bewusstlosigkeit, Krämpfe, Pulsverlangsamung etc. Wahrscheinlich verschliesst der erhöhte Druck die feineren Hirngefässe. Dass erhöhter Druck die Funktionen direkt beeinflusst, ist unwahrscheinlich, weil die Hirnsubstanz als inkompressibel angesehen werden muss (Bayliss & Hill). Der Schmerz rührt vermuthlich von Zerrung empfindlicher Gebilde (Dura mater) her, und ist von reflektorischer Blutdrucksteigerung begleitet. Entleerter Liquor ersetzt sich schnell, und künstlich vermehrter findet rasch Abfluss (Naunyn & Falkenheim), wahrscheinlich durch Lymphgefässe; injizirte Kochsalzlösung geht aber auch in die Venen über (Reiner & Schnitzler), Ferrocyankaliumlösung nur in diese (Ziegler & Frank).

IV. Das sympathische Nervensystem.

Das sympathische Nervensystem besteht aus dem Grenzstrang mit

seinen Ganglien, und den vom Grenzstrang zu den Eingeweiden und Gefässen gehenden Nerven und Plexus mit ihren gangliösen Knoten, welche zum Theil im Bereich der Kopfnerven liegen (Gangl. submaxillare, sphenopalatinum, oticum, ciliare). Seine Funktionen sind erst zum geringsten Theile bekannt. Wenn bei einem Frosche Gehirn und Rückenmark zerstört sind, so gehen die Funktionen des Kreislaufs, der Absonderung und Verdauung noch eine Zeit lang von Statten, namentlich wenn das Kopfmark und somit die Athembewegung erhalten geblieben ist (Bidder & Volkmann). Allein diese Selbstständigkeit ist nicht, wie man glaubte, den Ganglienzellen der Plexus, sondern den in den Eingeweiden selbst liegenden oder doch zu vermuthenden Nervenzellen zuzuschreiben, welche nicht gerade zum sympathischen Nervensystem zu rechnen sind (vgl. über Parenchymganglien des Herzens p. 90 f., über Gefässganglien p. 104, über Darmwandganglien p. 197). In jenem Versuche am Frosche wäre also zu fragen, ob das Funktioniren der Eingeweide vollkommener wäre, wenn nur das Cerebrospinalorgan zerstört ist, als es sein würde, wenn die Eingeweide gänzlich nervös isolirt wären, d. h. ob den Ganglien des Grenzstrangs und der Plexus centrale Funktionen (Automatie, Reflex, Koordination) zugeschrieben werden dürfen.

Für die meisten sympathischen Nerven ist das Centralorgan im Rückenmark nachgewiesen, so für die Gefässnerven, die pupillenerweiternden Nerven etc. Sie unterscheiden sich also von den cerebrospinalen wesentlich nur anatomisch durch den geflechtartigen Verlauf und den Reichthum an marklosen Nervenfasern, durch welchen die sympathischen Nerven grau aussehen. Ob dies mit dem Umstande zusammenhängt, dass die vom Sympathicus versorgten Organe der Willkür und, abgesehen von starken abnormen Reizungen, auch der Empfindung entzogen sind, ist nicht klar. Die centrifugalen Fasern des Sympathicus sind soweit bekannt motorisch, sekretorisch und regulatorisch (beschleunigend oder excitirend, und hemmend), die centripetalen wohl hauptsächlich Reflexe erregend oder regulatorisch für cerebrospinale Centra.

Hinsichtlich der Nervenfasern im Sympathicus, resp. den Eingeweidenerven, ist neuerdings behauptet worden (Gaskell), dass die marklosen Fasern hauptsächlich bewegend und sekretorisch („katabolisch"), die markhaltigen dagegen restituirend und hemmend („anabolisch") wirken; über Ursprung letzterer s. p. 406 f.).

Die viel diskutirte Frage, ob sympathische Ganglien als Reflexcentra fungiren können, ist im positiven Sinne entschieden (vgl. p. 104,

173, besonders 151); zum Mindesten ist erwiesen, dass ihre Zellen zugeführte Erregungen weitergeben können, und dass die anatomischen Verhältnisse ganz denjenigen der centralen Nervenzellen entsprechen.

Die sympathischen Nervenzellen sind die genetischen Ursprungszellen und die trophischen Centra ihrer Neurone. Sie haben beim Frosche meist eine grade und eine spiralig gewundene Faser (Beale). Die Spiralfaser scheint die reizzuführende zu sein, und mit einem Endbäumchen auf der Zelle zu enden (Arnold). Bemerkenswerth ist, dass auch an Spinalganglienzellen Endgeflechte beobachtet sind, welche von sympathischen Fasern herrühren (y Cajal). Beim erwachsenen Menschen sollen die sympathischen Ganglien theilweise degenerirt sein (White).

Der Durchgang der sympathischen Fasern durch die Ganglien scheint für alle durch Zellen unterbrochen zu sein, wie sich durch die Wirkung des Nikotins zeigen lässt; dasselbe macht die Reizung des Halssympathicus für die Pupille unwirksam (Hirschmann), jedoch nicht wenn der Reiz oberhalb des Ganglion cervicale supr. angebracht wird, d. h. es lähmt die Zellen des Ganglions, und zwar auch bei lokaler Applikation des Giftes auf das letztere (Langley & Dickinson); beim Hunde schwindet zuerst die gefässerweiternde (p. 101), da nndie lidbewegende, gefässverengernde, pupillenerweiternde, zuletzt die Speichelwirkung. Aehnliche Beziehungen lassen sich auch an den Ganglien anderer sympathischer Nerven (Splanchnicus etc.) nachweisen (Langley & Dickinson). Auch beim Absterben wird Sympathicusreizung unter dem Gangl. cerv. supr. für die Pupille früher unwirksam, als Reizung über demselben (Langendorff). Im Wesentlichen besteht also das sympathische Nervensystem aus Folgen zahlreicher Neurone, und ist daher den Centralorganen prinzipiell vergleichbar.

Es bleibt nur noch übrig die Funktionen der sympathischen Nerven und Plexus, soweit sie ermittelt sind, kurz zusammenzustellen, wobei auf die betr. Kapitel verwiesen wird.

Im Halstheil des Sympathicus sind nachgewiesen: 1. Vasomotorische Fasern für die entsprechende Kopfhälfte: Ursprung im Cerebrospinalorgan. 2. Fasern für den Dilatator pupillae: Ursprung im Cerebrospinalorgan. 3. Fasern für die glatten Müller'schen Orbitalmuskeln und auch anscheinend für den Musc. rect. externus (nach Durchschneidung des Sympathicus am Halse tritt Schielen nach innen ein). 4. Sekretorische Fasern für die Speicheldrüsen und die Thränendrüse: Ursprung unbekannt. 5. Beschleunigende Fasern für das Herz (v. Bezold). 6. Das unterste Halsganglion leitet, neben dem obersten Brustganglion (G. stellatum), mit dem es häufig vereinigt ist, beschleunigende Fasern zum Herzen, und zwar durch den dritten Ast des Ganglion (E. & M. Cyon), — der erste und zweite Ast sind die Wurzeln des N. depressor. 7. Zum Cerebrospinalorgan gehende Fasern, welche das Herzhemmungssystem erregen. 8. Zum Cerebrospinalorgan gehende Fasern, welche das Gefässcentrum erregen (pressorische Fasern).

Am Brusttheil sind noch wenig sichere Versuchsergebnisse gewonnen worden. Das oberste Brustganglion (Ganglion stellatum) leitet beschleunigende Fasern zum Herzen, welche durch den Hals-Grenzstrang und durch die die Art. vertebralis begleitende Wurzel zum Ganglion treten. — Der zum Brusttheil gehörige Plexus cardiacus wird von den zum Herzen tretenden und von ihm kommenden Vagus-, Depressor- und Sympathicus-Fasern zusammengesetzt. Vom Brusttheil entspringen ferner die Splanchnici (major und minor), welchen folgende Fasern zugeschrieben werden (Spl. major): 1. Hemmungsfasern für den Darm; 2. Beschleunigungsfasern für den Darm (wegen der Wirkung der Reizung nach dem Tode); 3. vasomotorische Fasern für das grosse Gefässgebiet des Abdomen; 4. sekretionshemmende Fasern für die Nieren (wahrscheinlich mit den vorigen identisch); 5. centripetale Fasern, welche reflektorisch das Herz und die Athmung hemmen (erstere beim Frosche im Grenzstrang liegend). Ueber Diabetes nach Splanchnicusdurchschneidung vgl. p. 222.

Für den Bauchtheil existiren am wenigsten zuverlässige Angaben. Reizung des Grenzstranges und der Plexus (coeliacus, mesenterici, renalis, suprarenalis, spermaticus, hypogastrici) bewirken meist Bewegungen oder verstärkte Bewegungen der benachbarten Organe: Darm, Blase, Ureteren, Uterus, Samenblasen, Milz (Plexus lienalis); Durchschneidungen und Exstirpationen bewirken angeblich Cirkulations- und Ernährungstörungen, insbesondere die des Gangl. coeliacum Verdauungsstörungen (Lamansky), Diabetes und Acetonurie (Lustig).

Zwölftes Kapitel.

Die Sinnesorgane.

Die Vorgänge der Aussenwelt, welche nach dem in der Einleitung Gesagten auf die peripherischen Enden der sensiblen Nerven in den Sinnesorganen erregend wirken, gehören grösstentheils nicht zu den allgemeinen Nervenreizen, können also nur durch Vermittelung besonderer Vorrichtungen erregen, welche man als Aufnahmeapparate bezeichnen kann; das Auge enthält solche für Licht, das Ohr für Schall u. s. w. Diese Organe sind aber zugleich als nervöse zu betrachten, da ihre irritative Veränderung den sensiblen Nerven sich direkt mit-

theilt. Die höheren Sinnesorgane enthalten ausser den Sinnesnerven und den spezifischen Aufnahmeapparaten noch physikalische Hilfsvorrichtungen, welche den wahrzunehmenden Vorgang in geeigneter Weise den Aufnahmeapparaten zuleiten, und mit zu betrachten sind.

Die Sinnesorgane werden hier in der Reihenfolge abgehandelt, dass mit den einfachsten begonnen wird.

A. Das Gemeingefühl und die Hautempfindungen.

Geschichtliches. Galen wusste bereits, dass die Empfindungen durch die sensiblen Nerven vermittelt werden, und durch Kompression derselben vorübergehend, durch Unterbindung oder Durchschneidung definitiv verloren gehen. Von Endorganen der sensiblen Nerven wurden zuerst die sog. Vater'schen oder Pacini'schen Körperchen 1741 von Vater endeckt, dann 1852 die Tastkörperchen von R. Wagner & Meissner und 1858 die Terminalkörperchen von W. Krause. Die bedeutendste physiologische Arbeit über den Tast- und Temperatursinn ist die 1834 lateinisch und 1846 deutsch erschienene von E. H. Weber, welche das ganze Gebiet nahezu erschöpfte. Sie enthält u. A. den Zirkelversuch und die Lehre von den Empfindungskreisen, sowie das Gesetz der Unterschiedsempfindlichkeit, aus welchem Fechner 1859 das psychophysische Gesetz ableitete.

I. Allgemeines über das Empfindungsvermögen.

Fast alle Organe des Körpers sind empfindlich, d. h. sie können zum Mindesten Schmerzempfindung und Reflexe verursachen, jedoch in sehr ungleichem Grade. Ganz unempfindlich sind nur die Horngebilde, sehr wenig empfindlich die Knochen, Sehnen, Bänder, etwas mehr die Eingeweide und Muskeln, am empfindlichsten die Haut und die der Haut nahen Schleimhäute, wie Konjunktiva, Nasenschleimhaut, äusserer Gehörgang, Lippen- und Mundhöhlenschleimhaut, Kehlkopfschleimhaut, After, Harnröhre (besonders die Pars membranacea), Vulva und Vagina. Das Gehirn und Rückenmark sind mit Ausnahme der sensiblen Nervenursprünge völlig unempfindlich.

Alle empfindlichen Theile bewirken bei heftigen Eingriffen und gewissen pathologischen Veränderungen das unangenehme Gefühl des Schmerzes, und sonst fast unempfindliche Gebilde, z. B. Muskeln, Periost, Dura mater, können durch pathologische Veränderungen überempfindlich werden. Sehr zweifelhaft ist es, ob es verschiedene elementare Arten von Schmerz giebt, ob nicht der brennende, stechende, reissende, drückende Schmerz nur verschiedene räumliche und zeitliche Vertheilungsarten der gleichen Empfindung darstellen.

Dass bei Tabischen zuweilen rhythmisch wiederholte leichte Hautreize allmählich Schmerzen machen, deutet darauf, dass möglicherweise der Schmerz überhaupt

in vielen Fällen auf Summation von Reizen beruht (Naunyn). Ueber Schmerzempfindlichkeit der Haut s. sub IV. Die Hornhaut besitzt, wie die meisten Eingeweide, nur Schmerzempfindlichkeit (v. Frey). Die Schmerzempfindung der Haut soll auf besondere Punkte („Schmerzpunkte") beschränkt sein, die Schmerzschwelle liegt etwa 1000mal so hoch wie die Schwelle der Druckempfindung; der Schmerz scheint an keine besonderen Endorgane, sondern an die freien Nervenenden gebunden zu sein. (v. Frey).

Im normalen Zustande sind die Empfindungen der meisten inneren Organe kaum merklich und in ihrem Charakter undeutlich. Trotzdem haben sie vermuthlich eine gewisse Bedeutung; so z. B. haben die Zähne ein deutliches Tastvermögen, welches beim Kauen unzweifelhaft eine leitende Rolle spielt; an den Knochen, Gelenken, Sehnen und den Muskeln selbst empfinden wir undeutlich den Grad der Anstrengung, Ermüdung, Dehnung, Verbiegung, und lassen uns dadurch bei der Muskelthätigkeit leiten (s. unten sub V.). An verschiedenen, zum Theil nicht genügend angebbaren Eingeweiden haftet die Empfindung der Sättigung, des Hungers, des Stuhl- und Harndranges. Alle diese undeutlich empfindenden Orgene lösen aber mit ihren sensiblen Nerven zahlreiche wichtige, grösstentheils schon besprochene Reflexe aus.

In der Haut und den erwähnten Schleimhäuten sind die Empfindungen weit deutlicher und lebhafter, und befähigen zu klaren sinnlichen Wahrnehmungen. Die ganze äussere Körperumhüllung wird hierdurch zu einem wichtigen Sinnesorgan, ist aber zugleich durch ihre lebhafte Schmerzempfindlichkeit ein wachsamer Hüter gegen alle den Körper bedrohenden Eingriffe. Das mit den Empfindungen verbundene Lust- und Unlustgefühl ist hier besonders lebhaft, und nimmt sehr mannigfache und an gewissen Stellen spezifische Gestalten an, wie die Empfindung des Juckens, des Kitzels, der geschlechtlichen Wollust.

Eine speziellere Betrachtung erfordern nur die eben angeführten sinnlichen Wahrnehmungen der Haut und der angrenzenden Schleimhäute, und ferner die aus sehr zahlreichen Elementen sich zusammensetzenden Wahrnehmungen der aktiven und passiven Bewegungen.

II. Der Tastsinn.

Durch den Tastsinn der Haut und einiger Schleimhäute, besonders der Lippen und der Zunge, sind wir befähigt, den Ort, die Gestalt und mannigfache andere Eigenschaften der berührenden oder berührten Gegenstände zu erkennen. Dies Erkennen lässt sich zurückführen: 1. auf die Wahrnehmung der Orte, welche berührt werden (Ortssinn, Raumsinn), 2. auf die Wahrnehmung der Intensität oder des Druckes,

mit welchem jeder Hautpunkt berührt wird (Drucksinn), 3. auf die Wahrnehmung der Gestalt, welche das berührende Glied grade hat, und der Veränderungen, welche dieselbe durch den Druck erleidet. Wird z. B. ein kantiger Gegenstand mit der Hand betastet, so üben die Kanten und Ecken auf gewisse Linien und Punkte der Haut einen stärkeren Druck aus als die gleichmässiger drückenden Flächen; Höhlungen bewirken Lücken in dem Druckbilde, welche durch stärkeres Andrücken und Hineinschmiegen weicher Theile verschwinden u. s. w. Flüssigkeiten werden an ihrem überall gleichen Drucke und an ihrer Nachgiebigkeit gegen Bewegungen der Hand erkannt, Quecksilber an dem fühlbaren Auftriebe, rauhe oder stachlige Flächen verursachen Ungleichmässigkeiten und ausgezeichnete Punkte des Drucks u. s. w. Die Wahrnehmung wird vervollständigt, wenn die Berührungsweise successive verändert, und so eine Reihe von Tastbildern erzeugt wird. Für die Deutung des Tastbildes ist aber die Kenntniss der Hand- und Fingerhaltung selbst unentbehrlich, und über diese belehren die schon erwähnten Empfindungen der Muskeln, Sehnen, Bänder u. s. w. Wie wichtig dies letztere Moment ist, zeigt der Versuch des Aristoteles. Schlägt man den Mittelfinger so über den Zeigefinger, dass man einen kleinen runden Gegenstand (Erbse, Federhalter), zwischen die Kleinfingerseite des ersteren und die Daumenseite des letzteren bringen und hin- und herrollen kann, so fühlt man stets zwei runde Körper, weil eine Berührung dieser beiden Flächen durch Einen runden Körper ohne unnatürliche Fingerstellung nicht vorkommen kann, und diese Fingerstellung unmittelbar nicht genügend empfunden wird.

Zu feineren Tastwahrnehmungen werden fast nur die Hände und Finger benutzt, deren Tastsinn am feinsten ist; nächstdem kommen hauptsächlich in Betracht das Tasten der Zunge, Lippen etc. für das Kauen, wohl auch für das Sprechen (auch die Epiglottis hat z. B. feinen Tast- und Temperatursinn, Pieniaczek), und das Tasten der Fusssohle und der Zehen für das Stehen und Gehen.

Die Haare sind zum Theil als feine Tastapparate zu betrachten, welche als lange, am Grunde mit Nervenapparaten versehene Hebel, eine Annäherung schon vor der Berührung der Haut selbst empfinden lassen (Exner).

Zur Beurtheilung und Vergleichung der Feinheit des Tastvermögens ist, entsprechend obiger Zergliederung desselben, das Empfindungsvermögen und das Lokalisationsvermögen der Hautbezirke festzustellen.

Direktere Prüfungen könnten durch Betasten von Reliefschriften (Blinden-

schriften) von verschiedener Feinheit geschehen. Einfacher ist das Hering'sche Aesthesiometer, bestehend aus 12 Stäben von verschiedener Rauhigkeit, durch Bewicklung mit Draht von verschiedener Stärke; die Erkennung der Bewicklung erfordert bei jedem Stabe einen anderen Grad von Schärfe des Tastsinns. In dieser Hinsicht zeigt sich folgende Reihe der Hautstellen (Rumpf): Fingerspitzen, Vola manus, Zehen, Handrücken, Vorderarm unten, Glutäalgegend, Vorderarm oben, Unterschenkel, Oberarm, Oberschenkel, Skapulargegend.

1. Das absolute Empfindungsvermögen.

Das scheinbar nächstliegende Verfahren, nämlich die Feststellung desjenigen Minimaldrucks für jede Hautstelle, welcher überhaupt noch wahrgenommen wird, scheitert daran, dass die wahrnehmbaren Berührungen so leise sind, dass sie sich nicht mehr sicher durch Gewichte repräsentiren lassen, und der Modus der Berührung sich viel einflussreicher erweist als die Intensität.

Für die Stirn wird als wahrnehmbarer Minimaldruck 0,002 g angegeben (Kammler). Mit kleinen aufgeklebten Pflästerchen, an denen ein Faden befestigt ist, wird an Stirn und Schläfe ein Zug von 0,05 g, an Unterlippe und Fingerkuppen 0,5, am Vorderarm erst 9, am Bein 17—20 g empfunden (Bloch). Mit biegsamen Härchen oder Borsten von gemessener Steifigkeit beträgt der wahrnehmbare kleinste Druck an Gesichtstheilen 0,0007—0,0015 g, an Arm und Bein 0,06—0,012 g (Bloch); nach derselben Methode für 1 qmm berechnet an der Hornhaut 0,3, an, der Fusssohle 250 g (v. Frey). Für Druckänderungen (p. 479) liegt die Reizschwelle tiefer als für Druck (v. Frey & Kiesow). Ueber sog. Druckpunkte s. sub IV.

Mit elektrischen Hautreizen findet man eine ziemlich gleiche Empfindlichkeit aller Hautstellen, wenn der sehr verschiedene Leitungswiderstand der Hautbezirke berücksichtigt wird (Leyden). Eliminirt man denselben durch Einschaltung sehr grosser Nebenwiderstände, und eliminirt man ferner die Verschiedenheit des Nervenreichthums möglichst durch Anwendung zahlreicher auf die Hautfläche vertheilter Einströmungspunkte, so bestätigt sich, dass für alle Hautstellen ziemlich dieselbe Stromintensität zur Wahrnehmung erforderlich, die absolute Empfindlichkeit der sensiblen Nervenapparate also nahezu überall gleich (Tschirjew & de Watteville). Bäder erhöhen die Empfindlichkeit.

Die Erscheinung, dass einem mechanischen Hautreiz nach einiger Zeit eine zweite Empfindung folgt (Goldscheider), scheint nicht bei allen Individuen vorzukommen, und ist noch nicht ausreichend erklärt.

2. Die Unterschiedsempfindlichkeit und das sog. psychophysische Gesetz.

Die Empfindlichkeit für Druckunterschiede wird geprüft (E. H. Weber), indem successive verschiedene Gewichte auf die Haut gesetzt werden und ermittelt wird, welcher Gewichtsunterschied bei den Abwechselungen noch erkennbar ist. Die Gewichte müssen bei diesen

Versuchen stets mit einer gleich grossen und gleich geformten Fläche aufliegen, z. B. (KAMMLER) in Gestalt runder Plättchen. Noch besser ist es, unter einer Wagschale eine Korkpelotte anzubringen, welche auf die Haut drückt, während der Druck mittels der anderen Wagschale vorsichtig verändert wird (DOHRN, BASTELBERGER).

Hierbei zeigt sich zunächst das Gesetz, dass die wahrnehmbaren Differenzen des Drucks für eine gegebene Hautstelle mit dem absoluten Druck variiren, und zwar demselben proportional sind (E. H. WEBER). Das Gesetz, dass die Unterschiedsempfindlichkeit um so geringer wird, je höher die bestehende Einwirkung bereits ist, bewährt sich auch auf manchen anderen Sinnesgebieten (WEBER, FECHNER), z. B. bei der Beurtheilung der Helligkeit, der Grösse, der Schallintensität, ja sogar auch bei moralischen Eindrücken: der Gewinn oder Verlust eines bestimmten Betrages macht einen um so geringeren Eindruck, je mehr die Person schon besitzt; der Gewinn oder Verlust muss, um den gleichen Eindruck zu machen, beim n mal Reicheren n mal so gross sein.

Aus dem WEBER'schen Gesetze hat man ein anderes Gesetz über die Beziehung zwischen Reizgrösse und Empfindung abgeleitet, welches als das psychophysische Gesetz bezeichnet wird (FECHNER). Wenn nämlich das WEBER'sche Gesetz so ausgedrückt werden darf (s. unten), dass der Empfindungszuwachs proportional ist dem Reizzuwachs dividirt durch die absolute Reizstärke, so stehen die Empfindungen zu den Reizen offenbar in gleichem Abhängigkeitsverhältniss wie die Logarithmen zu ihren Numeris.

Exakt formulirt gestaltet sich die Ableitung folgendermassen. Ist β die Reizgrösse, γ die zugehörige Empfindungsgrösse, so lautet die eben angeführte Formulirung des WEBER'schen Gesetzes:

$$d\gamma = k \,.\, \frac{d\beta}{\beta}, \tag{1}$$

worin k eine Constante. Die Integration ergiebt

$$\gamma = k \,.\, log\, nat\, \beta + const.$$

Wählt man die Constante so, dass ein unterer Grenzwerth von β, der sog. Schwellenwerth b eingeführt wird, bei welchem die Empfindung anfängt, also die Null überschreitet, so wird

$$0 = k \,.\, log\, nat\, b + const.,$$

also

$$\gamma = k\,(log\,\beta - log\,b) = k \,.\, log\,\frac{\beta}{b}, \tag{2}$$

die sogenannte psychophysische Maassformel; für gewöhnliche Logarithmen ist nur die Konstante k zu ändern.

Gegen diese Ableitung sind aber erhebliche Bedenken geltend gemacht worden (HERING, TROTTER u. A.). Die Gleichung 1 ist nämlich keine richtige Wiedergabe des WEBER'schen Gesetzes; das letztere behauptet nur, dass das Verhältniss des

eben merklichen Reizzuwachses zur absoluten Reizgrösse eine Konstante ist, nicht aber dass dem merklichen Reizzuwachs immer eine gleiche Empfindung entspricht und dass diese Empfindungen sich zur Gesammtempfindung einfach summiren, was in der Gleichung 1 liegt. Sie ist ebenso unrichtig, als wollte man, weil der wahrnehmbare Längenunterschied zweier Linien ihrer Grösse proportional ist, behaupten, dass die eben merklichen Längendifferenzen bei verschiedenen Längen immer gleich gross erscheinen. Die Fechner'sche Ableitung aus dem Weber'schen Gesetz ist also sehr anfechtbar.

Eine andere Reihe von Einwänden (Delboeuf, Plateau, Hering u. A.) richtet sich gegen die Giltigkeit des Weber'schen Gesetzes selbst. Aus Modifikationen desselben haben Andere wiederum psychophysische Gesetze abgeleitet, auf welche hier nicht eingegangen werden kann.

Für verschiedene Hautstellen ergiebt sich die Unterschiedsempfindlichkeit, d. h. das Verhältniss der wahrnehmbaren Druckunterschiede zu den absoluten Drücken, nicht gleich gross; an günstigen Stellen, z. B. den Fingerkuppen, ist der wahrnehmbare Zuwachs etwa $^1/_{30}$ (Weber). Die Reihenfolge der Hautstellen in dieser Hinsicht ist eine etwas andere als beim Ortssinn (s. unten); jedoch weichen die spezielleren Angaben (Kammler, Goltz) von einander ab.

Das Verfahren von Goltz (vervollkommnet von Bastelberger) besteht darin, statt alternirender Drücke eine Druckschwankung wirken zu lassen, indem ein mit Wasser gefüllter Kautschukschlauch, in welchem Wellen erzeugt werden, der Haut angelegt wird. Zu beachten ist übrigens, dass bei diesem Verfahren die räumliche Empfindung nicht ganz ausgeschlossen ist, weil mit der positiven Druckschwankung wahrscheinlich auch eine geringe Vergrösserung der Berührungsfläche verbunden ist, da Schlauch und Hautstelle sich gegenseitig etwas abplatten. Das Verfahren ist hergeleitet von der Erfahrung, dass man mit dem Finger an vielen Körperstellen den Arterienpuls fühlt, ohne dass die berührte Hautstelle, auf welche doch die gleiche Druckschwankung wirkt, dieselbe wahrnimmt. Schon Vergleichungen dieser Art können zur Aufstellung einer Skala benutzt werden. Die Reizschwelle für Druckabnahme liegt höher als für Druckzunahme (Stratton).

Bei kontinuirlichen Druckänderungen ist die Wahrnehmung um so leichter, je schneller die Veränderung erfolgt; von einer gewissen Aenderungsgeschwindigkeit ab ist es aber umgekehrt. Veränderungen der Aenderungsgeschwindigkeit werden ebenfalls empfunden (Scripture, Seashore).

3. Das Lokalisationsvermögen und die Empfindungskreise.

Zur Prüfung des Lokalisationsvermögens oder Raumsinns kann man bei verschlossenen Augen den Ort einer Berührung oder die scheinbare Distanz mehrerer Berührungen, endlich die Gestalt auf die Haut unter Druck geschriebener Züge angeben lassen. Viel exakter aber ist es, diejenige Entfernung aufzusuchen, welche zwei punktförmige Berührungen haben müssen, um als zwei empfunden zu werden, wo-

zu am besten die Spitzen eines mit Theilung versehenen Stangenzirkels dienen (E. H. Weber). Hierbei zeigt sich das Verhalten der verschiedenen Hautstellen sehr verschieden. Die Grenzdistanzen sind, in Pariser Linien (Weber):

Zungenspitze	0,5	Nacken	5	Scheitel	15
Fingerkuppen, Volars.	1	Augenlid	5	Kniescheibe	16
Lippen, rother Theil	2	Harter Gaumen, Mitte	6	Kreuzbein	18
2. Phalanx, Volarseite	2	Jochbein, Haut vorn	7	Glutäengegend	18
3. Phalanx, Dorsalseite	3	Metatars. hallucis, Plant.	7	Unterarm	18
Nasenspitze	3	1. Phalanx der Finger, Dorsalseite	7	Unterschenkel	18
Capit. metacarpi, Volarseite	3	Cap. metatarsi, Dorsals.	8	Fussrücken, vorn	18
Rücken u. Seitenwand der Zunge	4	Lippen, Innenseite	9	Brustbein	20
Lippenhaut	4	Jochbein, Haut hinten	10	Nacken, am Hinterhaupt	24
Metacarpus d. Daumens	4	Stirn, unten	10	Rücken, oben	24
Zehenkuppen, Plantars.	5	Ferse, hinten	10	Rücken, unten	24
2. Phalanx der Finger, Dorsalseite	5	Hinterhaupt, unten	12	Nacken, Mitte	30
		Handrücken	14	Rücken, Mitte	30
		Hals unter dem Kinn	15	Oberarm u. Oberschenkel, Mitte	30

An den Extremitäten sind die Abstände in der Längsrichtung grösser als quer (Weber), an den Fingern längs den Epidermisleistchen grösser als senkrecht dazu (Féré). Durch Uebung werden sie kleiner (Volkmann) und sind besonders klein bei Blinden (Goltz); sie sind ferner kleiner, wenn die Spitzen nacheinander aufgesetzt werden. Bei Verkleinerung des Abstandes tritt die Verschmelzung der Eindrücke in geringerem Abstand ein, als die Trennung beim Auseinanderrücken. Zwei eben noch gesondert empfundene Eindrücke verschmelzen, wenn man die Haut zwischen beiden erregten Punkten durch Kitzeln oder Induktionsströme mit erregt (Suslowa). Ueber den Einfluss gleichzeitiger Temperaturdifferenzen s. sub III., über lokale Einflüsse sub IV.

Zur Erklärung der angeführten Erfahrungen kann man folgende Annahmen machen (Lotze, E. H. Weber, Meissner, Czermak): Das Bewusstsein hat fortwährend eine Vorstellung von dem Erregungszustande sämmtlicher Hautpunkte in ihrer gegebenen räumlichen Anordnung, es fühlt ein Tastfeld. Jede Erregung eines sensiblen Endorgans wird an eine bestimmte Stelle des Tastfeldes, der Körperoberfläche, verlegt. Diese Stelle ist aber nicht der erregte Punkt, sondern eine kreisförmige oder (an den Extremitäten) elliptische Fläche, deren Mittelpunkt der erregte Punkt ist, der sog. Empfindungskreis. Zwei sich berührende oder theilweise deckende Empfindungskreise verschmelzen in der Empfindung; die Sonderung geschicht erst, wenn zwischen beiden

ein unerregtes sensibles Element vorhanden ist, und die scheinbare Entfernung der beiden Erregungen ist um so grösser, je mehr unerregte Elemente zwischen beiden Empfindungskreisen übrig bleiben. Hieraus ergiebt sich, dass zwei benachbarte Eindrücke auf der Haut erst dann gesondert wahrgenommen werden können, wenn ihr Abstand grösser ist, als zwei halbe, also ein ganzer Durchmesser eines Empfindungskreises; die angegebenen Zahlen sind also die Durchmesser der Empfindungskreise an den betreffenden Hautstellen.

Offenbar ist ein Empfindungskreis nicht eine feste anatomische Grösse, etwa der Verbreitungsbezirk einer Nervenfaser; denn einmal ist er veränderlich durch Aufmerksamkeit, Uebung, Ermüdung u. dgl., zweitens müsste ein Zirkelabstand, der geringer ist als der Durchmesser eines Empfindungskreises, bald mit beiden Füssen in Einen, bald in zwei zusammenstossende Empfindungskreise fallen können; vielmehr ist ein Empfindungskreis um jeden einzelnen Hautpunkt anzunehmen. Diese Ausstrahlung oder Irradiation der Erregung in die Nachbarschaft kann aber wiederum nicht einfach mechanisch erfolgen, denn sonst müsste der Empfindungskreis überall ziemlich gleiche Grösse haben, und vollends wären die elliptischen Irradiationsbezirke an den Extremitäten unerklärlich. Vielmehr muss die Dichte der Nervenversorgung eine Rolle spielen, denn im Allgemeinen sind die Empfindungskreise um so kleiner, je mehr Nervenenden auf die Flächeneinheit fallen, und diese Vertheilung ist in der That an den Extremitäten in Längs- und Querrichtung ungleich. Der Durchmesser des Empfindungskreises soll etwa 12 Tastkörperchen umfassen (Krause). So ist also eine centrale Irradiation der Erregung der Art anzunehmen, dass bei Reizung einer Hautnervenfaser eine Anzahl benachbarter mit erregt erscheinen. Wahrscheinlich liegt der Schlüssel zu dieser Erscheinung in der nicht streng isolirten Leitung der Centralsubstanz. Da die der erregten benachbarten Fasern ebenfalls, aber schwächer erregt erscheinen müssen, werden die Empfindungskreise um so kleiner, je schärfer das Sensorium feine Intensitätsunterschiede aufzufassen vermag.

Andere Methoden zur Prüfung des Raumsinns sind: Erkennung der Gestalt und Lage aufgesetzter Pappränder, Unterscheidung des Ortes zweier successiver punktförmiger Berührungen (Ortsverschiedenheiten von 2 mm können zuweilen noch erkannt werden, Judd) u. dgl.

Für das Tasten ist auch die Persistenzzeit einer Berührungsempfindung nicht gleichgültig; von einer gewissen Frequenz ab vermischen sich die Berührungen zu einer kontinuirlichen Empfindung. Am Schenkel geschieht dies schon bei 52 Reizen p. sek., am Arm erst bei 58—60, an den Fingerkuppen noch nicht einmal bei 70

(Bloch). Mit den Fingerkuppen fühlt man nach anderer Angabe noch Vibrationen von 1000 p. sek. (Sergi); offenbar kommt hier für die Trennung der Empfindungen auch die absolute Empfindlichkeit in Betracht, da frequente Oscillationen meist sehr kleine Amplitude haben.

III. Der Temperatursinn.

Die Temperatur der die Haut berührenden Körper, Luft, Flüssigkeiten, feste Gegenstände, wird durch das von ihnen verursachte Wärme- und Kältegefühl annähernd empfunden, und dadurch auch zuweilen beim Tasten das Material der Körper beurtheilt, indem z. B. Metalle wegen ihres besseren Wärmeleitungsvermögens sich kälter anfühlen als Holz von gleicher Temperatur.

Die letztere Erfahrung zeigt schon, dass der Temperatursinn nicht die absolute Temperatur anzeigt, etwa wie das Thermometer; ferner kommt uns das gleiche Wasser warm vor, wenn die eintauchende Hand soeben in kälterem war, und kalt, wenn in wärmerem. Viele Erfahrungen zeigen, dass im Allgemeinen Körper, welche wärmer sind als die Haut, sich warm anfühlen, Körper, welche kälter sind als die Haut, kalt, so dass man das Wärmegefühl vom Wärmerwerden, das Kältegefühl vom Kälterwerden der Haut ableiten muss (E. H. Weber, Hering). Jedoch ist die Formulirung, dass Wärmeabgabe der Haut Kälteempfindung macht, nicht richtig, denn die Haut giebt z. B. an die Luft fast immer Wärme ab, ohne immer Kältegefühl zu haben. Die richtigste Formulirung scheint folgende zu sein (Hering): Der nervöse Apparat der Haut nimmt je nach den Umständen eine bestimmte Temperatur an, z. B. an der Luft eine zwischen Luft- und Innentemperatur liegende (p. 248, 259). Wird diese Temperatur erhöht, so entsteht Wärmegefühl, wird sie erniedrigt, Kältegefühl, und keine Temperaturempfindung, wenn sie unverändert bleibt. Mit der Grösse der betroffenen Fläche werden die Temperaturempfindungen stärker.

In der Nähe der Hauttemperatur selbst (bei 27—33°, Nothnagel) ist der Temperatursinn am feinsten, und gestattet am schärfsten die Temperatur verschiedener Körper zu unterscheiden. Die Körpergegenden gruppiren sich in Bezug auf die Empfindlichkeit gegen Temperaturdifferenzen, mit Hinweglassung der sehr regellosen Extremitäten, folgendermassen (E. H. Weber): Zungenspitze, Augenlider, Wangen, Lippen, Hals, Rumpf. Die Glans penis hat keine Temperaturempfindung (Dessoir). Die der Mittellinie näheren Theile empfinden weniger fein. An den Extremitäten nimmt die Temperaturempfindlichkeit nach

der Insertion hin zu. Die Kälteempfindlichkeit ist an sich grösser als die Wärmeempfindlichkeit (GOLDSCHEIDER).

Die Temperaturen, welche keine Empfindung bewirken, d. h. der nervösen Temperatur am nächsten stehen, liegen für eine gegebene Hautstelle normal in einem sehr engen Bereich ($^1/_2$—1^0); ihre absolute Lage wechselt natürlich sehr mit der Hauttemperatur, am wenigsten an bekleideten Stellen (um 1,8—3,8^0), an der Hand um 10^0 und mehr (LEEGAARD). Kontinuirliche Temperaturänderungen werden um so schwerer wahrgenommen, je langsamer sie sind, z. B. plötzliche schon bei einem Betrage von $^1/_5$^{0}, ganz langsame erst bei 10^0 und mehr (SCRIPTURE, vgl. p. 479).

Die Temperaturempfindung hat an sich ziemlich feinen Ortssinn (GOLDSCHEIDER); andererseits hat sie auf die Druckempfindung und deren Lokalisation Einfluss. Ein kälteres Gewicht erscheint schwerer als ein gleich schweres warmes (WEBER). Ferner wird beim Zirkelversuch die Unterscheidung erleichtert, die Empfindungskreise verkleinert, wenn beide Spitzen ungleiche Temperatur haben (CZERMAK). Bei gleicher Temperatur beider Spitzen wird ihre Unterscheidung um so leichter, je mehr diese Temperatur von der der Haut verschieden ist (KLUG).

Gegenstände, welche kälter als ungefähr 10 oder wärmer als ungefähr 47^0 C. sind, machen, nach einiger Zeit oder sogleich, keine Temperaturempfindung mehr, sondern Schmerz, welcher schnell zunimmt. Ob die angegebenen Grenzen mit der obigen nervösen Temperatur sich ändern, bedarf noch der Untersuchung. Der Schmerz tritt um so schneller ein, je mehr die Temperatur von der Körpertemperatur abweicht und je grösser die ihr ausgesetzte Fläche (E. H. WEBER).

Nach neuerer Angabe (DONATH) variiren die Schmerzgrenzen lokal und individuell sehr bedeutend; z. B. variirte bei einer Person je nach den Hautstellen die untere zwischen —11,4 und +2,8^0, die obere zwischen 36,3 und 52,6^0. Die Finger sind am wenigsten schmerzempfindlich bei Wärme und Kälte. Die individuellen Verschiedenheiten können 30 Grade betragen, daher weichen andere Angaben (DESSOIR) erheblich ab.

Das Frost- und Hitzegefühl sind anscheinend nicht Empfindungen erhöhter oder erniedrigter Allgemeintemperatur, sondern nur ausgedehntere Hautempfindungen. So tritt z. B. der Fieberfrost bei abnorm erhöhter Innentemperatur auf.

Nach einem Aufenthalt in kaltem Zimmer macht die Winterkälte im Freien stärkeres Frostgefühl, als bei gut durchwärmtem Körper, trotz des Kontrastes; die Innentemperatur hat also erheblichen Einfluss (HERMANN).

Die Wärmeempfindung durch lokale Einwirkung von Kohlensäure und die Kälteempfindung durch Menthol („Migränestift") wird direkter Reizung und Hyperästhesie der wärmeempfindenden resp. kälteempfindenden Nervenapparate (s. unten) zugeschrieben (GOLDSCHEIDER).

IV. Die Organe und die Abhängigkeit der Hautempfindungen.

Tast- und Temperaturempfindungen sind so verschiedenartig, dass man verschiedene Organe für dieselben annehmen muss; auch werden bei nervösen Lähmungen beide nicht gleichzeitig gestört (E. Cavazzani, s. auch p. 485). Auffallend bleibt, dass beide Organe bei gewisser Erregungsstärke Schmerz geben, doch könnte letzterer vielleicht doch nur von dem einen herrühren. Nach dem Prinzip der spezifischen Energie müssen ausserdem für die Wärme- und Kälteempfindung verschiedene Nervenfasern angenommen werden.

In ein neues Stadium ist diese Frage getreten durch die Beobachtung (Blix, Goldscheider), dass es überall auf der Haut gesonderte Punkte für Druck-, Kälte- und Wärmeempfindung giebt. Die „Druckpunkte" stehen dichter als die „Temperaturpunkte", und von diesen die „Kältepunkte" dichter als die „Wärmepunkte"; beide letztere nehmen an den Extremitäten nach oben zu, die Druckpunkte umgekehrt. Die Punkte reagiren auf jede Art von Reiz mit ihrer spezifischen Empfindung. Ueber angebliche „Schmerzpunkte" s. p. 475.

Die „Temperatur-" und „Druckpunkte" sind durch keine besonderen Nervenendorgane ausgezeichnet, sondern nur durch büschelförmige Ausstrahlung von Nervenbündeln, deren Anordnung bei beiden etwas verschieden ist. Die „Punkte" sind in gekrümmten Ketten angeordnet, welche von gewissen Centren büschelförmig ausstrahlen (Goldscheider). Das Verständniss der Hautempfindungen würde, wenn diese Beobachtungen richtig sind, in weite Ferne gerückt sein. Namentlich würde die Theorie, dass Wärme- und Kälteempfindung die Dissimilations- und Assimilationsempfindung derselben Nerven sei (Hering, vgl. p. 393), damit widerlegt sein. Sie werden übrigens zum Theil bestritten (Dessoir).

Die Endorgane der sensiblen Nerven sind erst an wenigen Stellen bekannt, und ihr feinster Bau noch vielfach streitig. Man kennt bisher folgende Formen: 1. Vater'sche (Pacini'sche) Körperchen, ziemlich gross (0,5—4,0 mm) im subkutanen Zellgewebe, namentlich der Hohlhand und Fusssohle liegend, ausserdem an den Geschlechtsorganen, vielen Muskeln und Gelenken, und in den sympathischen Plexus der Bauchhöhle (z. B. im Mesenterium der Katze). Sie sind eiförmig und bestehen aus vielfachen koncentrischen Bindegewebsschichten, die einen cylindrischen, aus Protoplasma bestehenden Körper (Innenkolben) umschliessen; in letzterem verläuft die eintretende Nervenfaser als nackter Axencylinder und endigt einfach oder in mehrere kurze Endzweige gespalten, mit kleinen knopfartigen Anschwellungen. 2. Nervenendkolben (W. Krause), ebenfalls ovale oder mehr kuglige Bläschen von nur 0,03—0,06 mm, bestehend aus einer bindegewebigen Hülle mit Kernen und einem weichen homogenen Inhalt, in den die Nervenfaser eintritt, um zugespitzt zu endigen: sie finden sich in vielen Organen, namentlich in Schleimhäuten, und liegen hier in der bindegewebigen Mukosa. Vermuthlich sind die Organe ad 1. und 2. Modifikationen einer einzigen Grundform, welche in ihrer einfachsten Gestalt, d. h. ohne Hüllenformation, dargestellt zu werden scheint durch die folgenden: 3. Nerven-

endknöpfchen, die Endigungen der sensiblen Nerven der Kornea; die letzteren verzweigen sich zu feinen Fasern, welche in der subepithelialen Schicht ein gitterförmiges Netzwerk bilden; von diesem treten feine, zuweilen verzweigte Fasern in das Epithel aus und endigen auf der freien Oberfläche, in der Thränenflüssigkeit flottirend (Cohnheim), nach andern innerhalb des Epithels (Hoyer), mit einem kleinen Knöpfchen. 4. Tastkörperchen (Wagner & Meissner), in einem Theile der Papillen der Cutis (die übrigen Papillen tragen Kapillarschlingen) am zahlreichsten in der Hohlhand und Fusssohle; länglich ovale, grob und unregelmässig quergestreifte Kölbchen von 0,05—0,1 mm Länge, welche fast den ganzen Raum der Papille einnehmen, und in welche eine oder mehrere Nervenfasern, oder Zweige von solchen eintreten; dieselben endigen in eigenthümlichen quergestellten platten Zellen, den Tastzellen (Merkel), welche das Lumen ausfüllen. Diese Zellen kommen auch vereinzelt, oder zu mehreren vereinigt, als Nervenendapparate vor, z. B. am Entenschnabel, die sog. Grandry'schen Körperchen. Ausser den hier genannten Grundformen kommen noch zahlreiche Modifikationen und Uebergangsformen an einzelnen Fundorten vor, z. B. an den Geschlechtstheilen, an den Tasthaaren (p. 476), an der Schnauze des Maulwurfs etc.

Durch elektrische oder mechanische Reizung der Nervenstämme selbst kommen meist nur Schmerzempfindungen zu Stande, welche in die natürlichen Endigungen verlegt werden; zuweilen hat die Empfindung einen juckenden oder prickelnden Charakter, zuweilen auch den einer Temperaturempfindung (Goldscheider), wahrscheinlich weil die Fasern von der entsprechenden Energie im Stamme überwiegen oder mehr angesprochen werden. Bei Hautdefekten haben die unterliegenden Theile zwar Schmerz-, aber kein Temperaturempfindungsvermögen (E. H. Weber). Thermische Einflüsse können nur dann Temperaturempfindungen machen, wenn sie auf die natürlichen Endorgane in der Haut wirken. So z. B. macht Eintauchen des Ellbogens in Eiswasser in den Ulnarfingern nur Schmerzempfindung, wie jede andere Reizung des Ulnarisstammes, während an der Ellbogenhaut selbst Kälteempfindung auftritt (E. H. Weber). Bei Kompression eines Nervenstammes, z. B. beim sog. „Einschlafen" eines Gliedes (p. 380), schwindet das Kälteempfindungsvermögen und das Tastvermögen vor dem Wärmeempfindungsvermögen (Herzen), woraus sich aber vor der Hand kein bestimmter Schluss ziehen lässt. Beim Nachlassen des Druckes treten die oben erwähnten Folgen der mechanischen Reizung in den Vordergrund.

Der Ernährungs-, Cirkulations- und Temperaturzustand der Haut sind für deren Wahrnehmungsvermögen von grosser Bedeutung. Hyperämie der Haut und warme Bäder vermindern den Tast- und Temperatursinn, Anämie vermindert den Tastsinn, erhöht den Temperatursinn, kalte Bäder erhöhen den Tastsinn, Alles natürlich nur innerhalb gewisser Grenzen (Alsberg, Stolnikow). Sehr starke Abkühlung (z. B.

durch zerstäubten Aether), ferner gewisse Gifte machen die Haut vollkommen unempfindlich. Spannung der Haut, z. B. der Bauchhaut bei Schwangeren, vermindert die Empfindlichkeit (Czermak, Teuffel), besonders die Schmerzempfindlichkeit, so dass man mit der geballten Faust heftig schlagen kann (v. Frey); doch wird auch Verfeinerung des Tastsinns durch Spannung behauptet (Schmey). Vermindernd wirken Narkotika, Morphium jedoch nur bei Allgemeinwirkung, nicht lokal (Rumpf gegen Eulenburg).

V. Die Bewegungsempfindungen.

1. Das Muskelgefühl. Ein zweckmässiger Gebrauch der Muskeln ist nicht möglich, ohne dass das Bewusstsein beständig von deren Wirkung unterrichtet wird, oder wenigstens centripetale, auf diesen Wirkungen beruhende Erregungen auf die geordneten Reflexe zurückwirken. Man kann sich in der That leicht überzeugen, dass man bei geschlossenen Augen von jeder Lage eines Gliedes ohne Weiteres Kenntniss hat, theils durch die Hautempfindungen, theils aber durch Empfindungen in den Muskeln selbst, wohl auch in den Skelettheilen, Sehnen, u. s. w.; an all diesen Gebilden sind sensible Nerven nachgewiesen. Für die Bedeutung der sensiblen Erregungen zeugen die Störungen der Muskelthätigkeit (Ataxie) durch Sensibilitätsstörungen; die Muskeln werden unzureichend oder übermässig angestrengt, oder verhalten sich wie ganz gelähmte („sensomotorische Lähmung" Exner). Pferde und Esel können nach Durchschneidung der sensiblen Trigeminusäste nicht fressen und verhalten sich wie bei Facialislähmung (Ch. Bell, Magendie), der Kehlkopf wird durch Durchschneidung seiner sensiblen Nerven gelähmt (Pineles, vgl. p. 290), Frösche, welchen alle hinteren Wurzeln durchschnitten sind, machen keine spontane Bewegung mehr (H. E. Hering, vgl. auch p. 406). Hunde, welche gut auf drei Beinen laufen, können dies nicht mehr, wenn dem einen die sensiblen Wurzeln durchschnitten sind (Hering). Rückenmarkleidende können bei geschlossenen Augen nicht stehen, Gegenstände nicht sicher halten; Glieder, welche wegen Kälte, oder Druck auf den Nerven („Einschlafen"), undeutlich empfinden, werden auch ungeschickt bewegt. Dass nicht allein die Hautempfindungen in Betracht kommen (s. oben), wird dadurch bestätigt, dass enthäutete Frösche noch geordnete Bewegungen ausführen.

Ausserdem kommt uns möglicherweise die Intention der Muskelkontraktionen unmittelbar zum Bewusstsein, so dass wir dadurch über unsere Bewegungen und die dadurch erreichten Körperstellungen belehrt werden. Ob die intendirte Kontraktion wirklich ausgeführt ist, scheint nicht unmittelbar empfunden zu werden;

streckt man z. B. die Finger mit Ausnahme des Zeigefingers, so glaubt man bei geschlossenen Augen dessen dritte Phalanx flektiren zu können, obgleich dies unmöglich ist (Sternberg).

Einigermassen messbar ist das Muskelgefühl durch die Schätzung gehobener Gewichte; die Unterschiedsempfindlichkeit wird zu $^1/_{40}$ (E. H. Weber) bis $^1/_{10}$ (Hitzig, Jacobj) angegeben. Jedoch setzen sich hier die Empfindungen aus Muskel- und Druckempfindungen zusammen. Mit blosser Druckempfindung (bei aufruhender Hand) kann man nur bis $^1/_3$ unterscheiden (Charpentier). Ausserdem mischen sich allerlei täuschende psychische Momente ein. So erscheinen von gleich schweren Objekten die grössten am leichtesten (Flournoy), ein Stuhl erscheint leichter, wenn er mit beiden Händen gehoben wird als mit einer (Charpentier). Auch Nachlass des Widerstands kann wie ein Druck empfunden werden; so fühlt man eine Art Stoss, wenn beim Entspannen einer gedehnten Gummischnur die Spannung aufhört (du Bois-Reymond), und wenn ein an einem Faden gehaltenes Gewicht beim Senken der Hand auf eine Unterlage auftrifft (Goldscheider & Blecher).

2. Die Empfindung passiver Bewegungen. Passive Bewegungen des Gesammtkörpers, sowohl gradlinige als drehende, werden deutlich empfunden, auch wenn der Gesichtssinn ausgeschlossen ist; die Empfindung schwindet jedoch bei gleichförmiger Bewegung bald, und beim plötzlichen Aufhören der Bewegung tritt die Täuschung einer entgegengesetzten Bewegung auf, so dass möglicherweise nicht die Geschwindigkeit, sondern nur die Beschleunigung empfunden wird (Mach). Die dabei auftretenden Schwindelempfindungen und reaktiven Bewegungen, welche bis zur Zwangsbewegung gehen können, sind schon an anderer Stelle (p. 440f.) besprochen.

In neuerer Zeit hat man begonnen, die elementaren Empfindungen, welche der Bewegungs- und Stellungsempfindung, der Gewichtsschätzung u. dgl. zu Grunde liegen, experimentell zu sondern (Goldscheider, Loeb u. A.), jedoch kann hierauf nicht näher eingegangen werden.

Zur Erklärung der Bewegungsempfindungen genügen anscheinend die sensiblen Vorrichtungen aller Körpertheile. Bei jeder regelmässigen Bewegung müssen durch Trägheit, Centrifugalkraft etc. gewisse Verlagerungen der beweglicheren Körperelemente gegen die festeren stattfinden, z. B. eine veränderte Vertheilung der Blutmasse; durch Empfindung dieser Veränderungen, ferner des veränderten Drucks des Bodens, der Umgebung etc., Wahrnehmung der zur Erhaltung des Gleichgewichts nöthigen Muskelanstrengungen (s. oben), sind Momente genug zu unbewussten Schlüssen über Art, Richtung etc. der Bewegung gegeben. Dass wesentlich die Beschleunigung empfunden wird und die folgende Ruhe als negative Beschleunigung erscheint, kann leicht durch das allgemeine Prinzip der grösseren Empfindlichkeit für Veränderungen im Vergleich mit Zuständen, und den successiven Kontrast, welcher zweck-

mässiger beim Gesichtsorgan behandelt wird, erklärt werden. Die Annahme eines besonderen Sinnesorgans für Bewegungswahrnehmung ist also an sich nicht erforderlich; bei Thieren scheint aber ein solches in den Bogengängen des Ohrlabyrinthes zu liegen (s. unter Gehörorgan).

B. Der Geschmackssinn.

I. Das Geschmacksorgan und die Geschmacksnerven.

Das Geschmacksorgan hat seinen Sitz in gewissen Theilen der Mundschleimhaut, vor allem in der Zungenschleimhaut. Die genauere Begrenzung kann erstens durch Auftupfen schmeckbarer Pulver (Flüssigkeiten würden sich zu leicht weiter verbreiten), zweitens durch die anatomische Aufsuchung der Schmeckbecher geschehen, welche als die eigentlichen Geschmacksorgane zu betrachten sind (Lovén, Schwalbe 1867). Die letzteren sind becherförmige offene Körper, mit einem Bündel spindelförmiger Zellen erfüllt, deren innerste Lage mit den eintretenden Nervenfasern verbunden, und am freien Ende borstenförmig zugespitzt sind; sie finden sich hauptsächlich an den Spalträumen der Papillae circumvallatae und foliatae, aber auch spärlicher auf den Papillae fungiformes, am weichen Gaumen und der Epiglottis. Hieraus ist zu schliessen, dass hauptsächlich der hintere Theil der Zunge am Rücken und an den Seiten schmeckfähig ist, aber auch alle anderen Zungentheile, sowie weicher Gaumen und selbst Epiglottis etwas Geschmackssinn besitzen. Dies bestätigen auch die Versuche (Schirmer, Klaatsch & Stich, Drielsma, Michelson u. A.); jedoch kommen grosse individuelle Verschiedenheiten vor. Am vorderen Zungentheil ist das Schmeckvermögen unvollkommen, am besten meist für saure, am schlechtesten für bittere Substanzen (Lussana, v. Vintschgau). Bromsaccharin schmeckt an der Spitze süss, hinten bitter (Howell & Kastle). Nicht schmeckfähig sind die Lippen, das Zahnfleisch, die Wangenschleimhaut, die untere Zungenfläche. Beim Kinde sind auch diese Theile schmeckfähig (Kiesow).

Der Geschmacksnerv scheint nach dem jetzt vorliegenden sehr reichhaltigen Untersuchungsmaterial fast ausschliesslich der Glossopharyngeus zu sein, welcher dem hinteren Zungentheil direkt, den anderen schmeckfähigen Gegenden aber durch Vermittelung anderer Nervenbahnen, namentlich des Trigeminus, seine Fasern zuführt. Nach Durchschneidung desselben degeneriren die Schmeckbecher (v. Vintschgau & Hönigschmid u. A.).

Bei Facialislähmungen kommen Geschmacksstörungen im vorderen Zungentheil häufig vor, welche von Geschmacksfasern der Chorda tympani abgeleitet werden, zumal seitdem festgestellt ist, dass ein kleiner Theil der Chordafasern mit dem Lingualis in den vorderen Zungentheil gelangt, da nach Durchschneidung der Chorda in den Endzweigen des Lingualis degenerirte Fasern gefunden werden (Prevost, Vulpian). Auch sind Geschmacksstörungen nach operativer Durchschneidung der Chorda (am Trommelfell) beobachtet (O. Wolf), sowie Geschmacksempfindungen bei Reizung der Chorda (Urbantschitsch). Da indess bei intrakranieller Degeneration der Faciales keine Geschmacksstörung auftritt (Wachsmuth), so muss die Möglichkeit festgehalten werden, dass die Geschmacksfasern des Facialis und der Chorda tympani aus dem Glossopharyngeus stammen, aus welchem sie durch die Jacobson'sche Anastomose (Plexus tympanicus) und den Petrosus superficialis minor in den Facialis gelangen könnten. Im Sinne dieses Verlaufes könnten auch einige Fälle von Geschmacksstörung durch Paukenhöhlenaffektion ohne Störung der Chorda (Carl, Urbantschitsch) gedeutet werden. Die Widersprüche in den Beobachtungen könnten auch auf individuellen Variationen des Verlaufes beruhen.

Auch der Trigeminus besitzt Geschmacksfunktion, sowohl für den Gaumen, zu welchem aber auch Glossopharyngeusfasern anatomisch verfolgt sind, als (neben den Chordafasern) für den vorderen Zungenabschnitt, wie Beobachtungen bei centraler totaler Trigeminuslähmung lehren.

II. Die Geschmackserregung.

Die Erregung des Geschmacksorgans geschieht durch flüssige, gelöste oder wenigstens in der Mundflüssigkeit lösbare Substanzen; zu diesen gehören vermuthlich auch die grossentheils (Stich) schmeckbaren Gase. Die Intensität des Geschmacks wird ausser durch die Stärke auch durch die Dauer der Erregung und die Zahl der erregten Fasern bedingt, denn unmerkliche Geschmäcke werden durch längere Einwirkung und durch Vermehrung der Flüssigkeitsmenge merklich. Die Schmeckbarkeit scheint durch Reiben erhöht zu werden, vielleicht weil dies das Eindringen in die mit Schmeckbechern besetzten Spalträume befördert. Durch welche Eigenschaften der schmeckenden Körper die verschiedenen empirisch bekannten, undefinirbaren Charaktere des Geschmacks, der süsse, bittere, saure, alkalische, salzige, faulige, bedingt sind, weiss man nicht. Saure und salzige Substanzen bewirken auch bei Lähmung des Glossopharyngeus noch brennende Empfindungen

(K. Lehmann), welche möglicherweise bei ihrer Geschmacksqualität betheiligt sind (v. Vintschgau).

In Bezug auf den Geschmack von Substanzen chemischer Gruppen lässt sich anführen: der saure Geschmack der löslichen Säuren (angebliche Gesetze über die Beziehung der Geschmacksintensität zur Menge des vertretbaren Wasserstoffs u. dgl. bedürfen noch sehr der Bestätigung); der süsse Geschmack aller mehratomigen Alkohole, welche so viel OH-Gruppen als C-Atome enthalten; hierzu gehören: $C_2H_4(OH)_2$ Glykol; $C_3H_5(OH)_3$ Glycerin; $C_4H_6(OH)_4$ Flechtenzucker; $C_6H_8(OH)_6$ Mannit; $C_6H_6(OH)_6$ Traubenzucker; der bittere Geschmack der komplizirteren Zuckerverbindungen (Glukoside), der Alkaloide u. s. w.

In der Nähe der Papillae circumvallatae und foliatae finden sich auffallend viele Eiweissdrüsen, von denen eine Beziehung zur Geschmackserregung vermuthet wird (v. Ebner). An den Papillae foliatae des Kaninchens tritt bei Reizung des Glossopharyngeus ein klares alkalisches Sekret aus, welches vielleicht die schmeckende Substanz zu beseitigen bestimmt ist (Drasch).

Das Prinzip der spezifischen Energie erfordert die Annahme verschiedener Geschmacksfasergattungen, um die verschiedenen Geschmacksqualitäten zu erklären. Meist werden ziemlich willkürlich vier Elementargeschmäcke angenommen: Bitter, Sauer, Süss und Salzig. Für die Annahme getrennter Fasern spricht die Beobachtung, dass die einzelnen Papillen nur auf Eine oder wenigstens nicht auf alle Gesckmacksarten reagiren (Oehrwall, Kiesow).

Elektrischer Geschmack. Legt man die Anode eines konstanten Stromes an die Zunge, die Kathode an einen andern Körpertheil, so entsteht saurer, bei umgekehrter Anordnung ein brennender, meist als alkalisch bezeichneter Geschmack (Sulzer). Dies ist auch dann der Fall, wenn der Strom der Zunge nicht durch Metall, sondern durch Vermittlung eines feuchten Leiters zugeführt wird (Volta). Liegen beide Elektroden an der Zunge, so herrscht unter der Anode saurer, unter der Kathode alkalischer Geschmack. Ersterer ist stets der stärkere. Die Geschmäcke dauern so lange wie der Strom; nach der Oeffnung ist zuweilen momentan entgegengesetzter Geschmack vorhanden.

Induktionsströme wirken nur undeutlich; konstante Ströme dagegen schon bei viel geringerer Intensität, als zur Erregung gewöhnlicher sensibler Nerven nöthig ist (Hermann & Laserstein). Bei aus der Zunge aussteigender Stromrichtung schmeckt man da, wo die Zunge dem Gaumen anliegt, sauer, weil hier Stromzweige in die Zunge eintreten (Hermann). Die Auffassung, dass der Geschmack von der Durchströmung der Geschmacksnervenstämme herrührt (Rosenthal), wird hierdurch widerlegt, ebenso durch den Umstand, dass er ausbleibt, wenn die Zunge kokainisirt ist (Hermann & Jürgens, Oehrwall). Auch würde nach dem Prinzip der spezifischen Energie nicht verständlich sein, wieso beide Stromrichtungen qualitativ verschieden wirken. Vielmehr ist es wahrscheinlich, dass elektrolytische Produkte zwischen

Hülle und Substanz der Nervenenden abgeschieden und geschmeckt werden (vgl. p. 389); auch könnte man daran denken, dass Sauer und Alkalisch die der Assimilation und Dissimilation entsprechenden Geschmäcke wären und der Strom je nach der Richtung den einen oder den andern Vorgang begünstigte (vgl. p. 393). Die Qualität des elektrischen Geschmacks wechselt ein wenig nach dem Orte (Hofmann & Bunzel).

Ueber subjektive Geschmacksempfindungen ist nichts Näheres bekannt, obwohl ihr Vorkommen festgestellt ist (Kontraste).

Von Geschmackskontrasten kann ausser dem galvanischen Oeffnungsgeschmack, der vielleicht anders zu erklären ist, angeführt werden, dass destillirtes Wasser nach oder neben Salzwasser süss schmeckt; ferner sollen kontrastiren: Salzig und Süss, Salzig und Sauer; zu Bitter kein Kontrastgeschmack (Kiesow). Nach Ausspülung mit Kaliumchlorat oder Kaliumnitrat schmeckt Wasser süsslich (Nagel). Merkwürdig ist, dass 12—15procentige Zuckerlösungen durch Spuren von zugesetztem Kochsalz oder Chinin süsser schmecken (Zuntz). Die sog. „perversen" Geschmäcke bei Katarrhen u. dgl. sind vielleicht wirkliche Geschmackserregungen durch pathologische Produkte.

C. Der Geruchssinn.

I. Das Geruchsorgan und die Geruchsnerven.

Beim Menschen ist, im Vergleich zu den meisten Thieren, das Geruchsorgan von geringer Ausbildung, sowohl was die Entwickelung des Bulbus (Lobus) olfactorius und die Oberflächengrösse der Muscheln, als was die Leistungen (z. B. im Vergleich mit dem Hunde) betrifft.

Die Regio olfactoria bildet beim Menschen einen braungelb gefärbten, nicht flimmernden Theil der Nasenschleimhaut, welcher einen kleinen Theil (jederseits kaum 1,25 qcm) der engen Spalte zwischen der oberen Hälfte der Nasenscheidewand und der Lamina concharum (obere und mittlere Muschel) ausmacht. Mit diesem Raume kommuniziren direkt die hinteren Siebbeinzellen, indirekt auch die vorderen, sowie die Stirn-, Keilbein- und Kieferhöhlen, welche in den Hohlraum hinter dem freien Ende der Lamina concharum einmünden. Der grössere, untere Theil der Nasenschleimhaut (Schneider'sche Haut) gehört zum Respirationsapparat, und ist roth, flimmernd, mit fast kavernöser Gefässentwickelung versehen und daher sehr schwellbar.

Fig. 96 stellt einen frontalen Schnitt durch die Nasenhöhle dar; die Ebene geht durch die Mitte des Augapfels und den 1. Backzahn (nach Braune & Clasen). *O* ist die Riechspalte, *RP* der respiratorische Theil der Nasenhöhle, *SS* die wie gewöhnlich verkrümmte Nasenscheidewand, *M* die untere Muschel, *L* die Lamina concharum. Die Räume *O* und *P* laufen hinten in den allgemeinen Nasenraum zu-

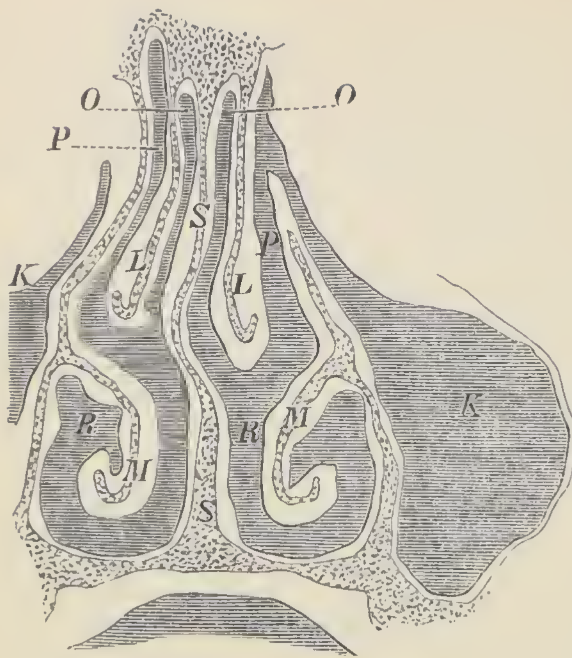


Fig. 96.

sammen und in diesen Theil münden die meisten Nebenhöhlen. In der Figur trifft der Schnitt rechts die Mündung der Kieferhöhle *K*. Die weiss gelassene Schleimhaut wird durch Injektion viel dicker und dadurch die Hohlräume viel enger.

Das Sinnesepithel der Regio olfactoria, zu welchem die aus Fibrillenbündeln bestehenden Fasern der Olfactorii sich begeben, besteht aus an der Basis pigmentirten Stützzellen und aus Riechzellen, welche an der Basis mit Olfactoriusfasern zusammenhängen und am Ende des distalen Fortsatzes bei Vögeln und Amphibien eine Anzahl langer steifer Haare (Riechhaare, Max Schultze) tragen. Bei Säugethieren werden theils ähnliche Haare angenommen, theils sind wirkliche Flimmerhaare beobachtet, welche auch bei den anderen Klassen neben den Riechhaaren vorkommen, aber wie es scheint nicht den eigentlichen Sinneszellen angehören. Die Olfactoriusfasern enden im Bulbus olfactorius mit Dendriten, welche in rundlichen Gebilden (Glomeruli) liegen und mit Dendriten gewisser Rindenzellen in Berührung sind; die Riechzellen sind also als Neuronzellen zu betrachten. Die Schleimdrüsen der Riechhaut sind tubulös, beim Menschen aber acinös wie die der Schneider'schen Haut.

Bei Insekten und Krebsen scheint das Geruchsorgan in den Fühlern zu liegen (Hensen, Graber u. A.). Wasserthiere können nicht wohl ein Geruchsorgan haben, die Geschmacksorgane können aber hier gewissermassen in die Ferne spähen: beide Sinne sind nahe verwandt und können als „chemischer Sinn" zusammengefasst werden (Nagel).

II. Die Geruchserregung.

Das Geruchsorgan wird ausschliesslich durch Gase und Dämpfe in Erregung versetzt; Anfüllung der Nasenhöhle mit riechenden Flüssigkeiten (in Rückenlage bei herabhängendem Kopfe) bewirkt keinen Geruch (E. H. Weber); die entgegengesetzte Angabe von Aronsohn lässt noch Einwände zu. Die riechenden Dämpfe müssen, um wahrgenommen zu werden, in einem Strome die Nase passiren, oder wenigstens hört der Geruch nach einmaliger Anfüllung der Nase sogleich wieder auf, und kehrt erst auf neue Einführung wieder, vielleicht weil die Substanz sehr rasch absorbirt und verbraucht wird (Fick). Häufiges Einziehen (Schnüffeln) befördert daher das Riechen. Der Geruch ist beim Einziehen von vorn lebhafter, als wenn man die Dämpfe durch den Mund einathmet und durch die Choanen in die Nase treibt; er fehlt

aber keineswegs im letzteren Fall (Hermann, Aronsohn). Es scheint, dass beim Einathmen durch die Nasenlöcher ein grösserer Bruchtheil dem Riechorgan zugeleitet wird als von den Choanen (Bidder). Der vordere Theil des Nasenlochs ist, wie sich durch Einführung von Röhrchen nachweisen lässt, direkter mit dem Riechorgan verbunden als der hintere (Fick); an Leichen lässt sich durch Einführung ammoniakhaltiger Luft und Anbringung rother Lakmuspapierchen in der Nase nachweisen, dass der Luftstrom vom vorderen Nasenlochabschnitt in einem aufwärts gerichteten Bogen längs der Scheidewand die Riechregion erreicht (Exner & Paulsen); dasselbe findet man mit Einziehen von Magnesiastaub (Kayser). Die zum Riechen nöthigen Substanzmengen sind ausserordentlich gering; bekannt ist, dass Moschus, ohne nachweisbar an Gewicht zu verlieren, enorme Räume mit seinem Geruch erfüllen kann. Merkaptan ist noch riechbar in einem Quantum, welches nur $^1/_{250}$ der durch die Spektrallinie nachweisbaren Natriummenge beträgt (Meyer & Jacobson).

Die lufthaltigen Nebenhöhlen der Nase besitzen keine spezifische Ausstattung, welche auf Geruchsvermögen schliessen liesse. Den Nebenhöhlen wird von Einigen die Bedeutung zugeschrieben, das Uebergewicht des Kopfes nach vorn (p. 326) geringer zu machen. Andere meinen, dass sie, indem sie an der inspiratorischen Luftverdünnung (p. 131) Theil nehmen, nachher wieder Luft in sich einsaugen, und die eingesogene Luft nun über die Regio olfactoria zu streichen genöthigt ist (Braune & Clasen). Hiergegen spricht aber, dass man gerade beim Inspiriren am stärksten riecht, und dass ferner die meisten Nebenhöhlen mit dem geräumigeren mittleren Nasengang in ebenso direkter Beziehung stehen wie mit der Regio olfactoria, auf letztere also wenig wirken können.

Die Erregung der Nervenendorgane durch die Riechstoffe ist unverständlich. Den Riechhaaren schreibt man eine gewisse Bedeutung für diesen Vorgang zu, weil sie durch Wasser leicht zerstört werden (M. Schultze) und andererseits Anfüllung der Nasenhöhle mit Wasser das Geruchsvermögen für einige Zeit aufhebt (E. H. Weber). Ob das den riechenden Dämpfen eigene starke Wärmeabsorptionsvermögen (Tyndall) eine Rolle spielt, ist höchst zweifelhaft. Die Ursache des besonderes Charakters eines Geruches ist ebenso unbekannt, wie die der Riechbarkeit überhaupt; auch giebt es keinerlei Eintheilung oder Skala, ja nicht einmal Namen für die verschiedenen Gerüche, denn wir benennen sie nur nach Beispielen. Es ist deshalb auch unmöglich, etwa eine Anzahl elementarer Geruchsarten anzugeben, aus welchen sich die Gerüche zusammensetzen, und welchen nach dem Prinzip der spezifischen Energie eine gleiche Anzahl von Geruchsfasergattungen entsprechen würde.

Auch elektrische Erregung der Olfactorii macht Geruchsempfindungen; man füllt hierzu die Nasenhöhle mit körperwarmer Kochsalzlösung und taucht in diese die eine Elektrode (Aronsohn); die Kathode macht bei der Schliessung, die Anode bei der Oeffnung Geruch.

Auch der Trigeminus wird durch manche etwas ätzende Riechstoffe mit erregt, was zu der irrthümlichen Behauptung Anlass gegeben hat, dass auch nach Zerstörung der Olfactorii noch Geruchsvermögen vorhanden ist. Es besteht also hier eine ähnliche Beziehung zwischen sensiblem und sensuellem Eindruck, wie sie für gewisse Schmeckstoffe erwähnt ist.

Eine Abstufung der Geruchsreize zu Messungszwecken kann man dadurch erreichen, dass man ermittelt, wie viel Substanz ein Liter Luft enthalten muss, damit dieselbe riechbar ist (Valentin u. A.); diese Menge beträgt in Millionte l Gramm für Orangenessenz 0,5—1, Minzöl 0,005—0,05, Vanillin noch weniger (Passy). Ein anderes Verfahren besteht darin, dass man an die Nase ein Rohr anfügt, welches der eintretenden Luft eine variable Fläche des Riechstoffes exponirt, z. B. indem das Rohr innen mit dem Riechstoff bestrichen wird oder ganz aus ihm besteht, ein eingeschobenes koncentrisches Rohr aber einen Theil der Riechfläche verdeckt („Olfaktometer“, Zwaardemaker, Henry). Je weniger ein Stoff riecht, resp. je geringer die Riechschärfe des Individuums, um so länger muss die exponirte Strecke sein: dieselbe war z. B. in mm bei 10° für Tolubalsam 1, Wachs 4, Kautschuk 10, Juchten 25, Cederholz 38 (diese Zahlen heissen „Olfaktien“ der betr. Substanzen, Zwaardemaker). Von den Alkoholen hat Amylalkohol, von den Fettsäuren Buttersäure die grösste Riechkraft (Passy). Erwärmung der Luft auf Körpertemperatur macht nicht riechbare Substanzminima noch riechbar (Saweljew).

Gewisse krankhafte Zustände der Nase (Schnupfen etc.) heben das Geruchsvermögen zeitweise auf, und bringen selbst abnorme Geruchseindrücke hervor. Ueber direkte „Nachgerüche“ ist nichts bekannt. Ich bemerke nach gewissen lebhaften Gerüchen, z. B. nach kadaverösen, dass jede innerhalb einiger Stunden folgende unangenehme Geruchsempfindung auf das deutlichste den Charakter der ersten hat, und zwar ohne dass Etwas an den Kleidern oder dgl. haften geblieben wäre. Die Erregung beider Nasenhöhlen durch verschiedene Gerüche wird gewöhnlich nicht zu einem einzigen Eindrucke verschmolzen, sondern verursacht einen gewissen Wettstreit der beiden Wahrnehmungen (Valentin).

D. Der Gehörsinn.

Geschichtliches. Die Lehre vom Gehörorgan und dem Nutzen seiner Bestandtheile wird schon von Haller ungefähr so vorgetragen, wie sie heute lautet, und sogar Ansichten erwähnt, welche später vergessen und erst neuerdings wieder aufgestellt worden sind. Die Bedeutung der einzelnen Theile des inneren Ohres

konnte erst nach Auffindung der Nervenendorgane sicherer diskutirt werden, welche in der Schnecke 1846 durch Corti, in den Vorhofssäckchen und Ampullen 1850 durch M. Schultze erfolgte. Die 1842 angestellten Flourens'schen Versuche an den Bogengängen, welche eine nicht akustische Funktion dieses Theiles anzuzeigen schienen, sind seit der Wiederaufnahme durch Goltz (1869) Gegenstand zahlreicher Arbeiten geworden, deren Endresultat noch nicht feststeht. Helmholtz förderte die Lehre vom Nutzen der Ohrtheile 1868 durch eine physikalische Studie über das Trommelfell und die Gehörknöchelchen, und begründete eine exakte Theorie der Ton- und Klangempfindungen, ja sogar der musikalischen Aesthetik, durch ein 1863 erschienenes Werk.

I. Das Gehörorgan im Allgemeinen.

Sowohl die anatomische Verfolgung des Acusticus, als auch die Thatsache, dass Menschen mit zerstörtem äusseren oder mittleren Ohr noch hören können, lehrt, dass die Aufnahmeapparate (p. 473) des Hörnerven im inneren Ohre oder Labyrinthe liegen, das mittlere und äussere Ohr also nur physikalische Hilfsapparate darstellen. Setzt man bei verschlossenen Gehörgängen eine schwingende Stimmgabel an die Zähne oder auf den Scheitel, so wird ihr Ton deutlich gehört, indem die Schwingungen durch die Kopfknochen dem Felsenbein und dem Labyrinth direkt zugeleitet werden (Hören durch Knochenleitung). Bei den im Wasser lebenden Thieren beschränkt sich der Gehörapparat meist auf das Labyrinth; die weiteren Organe treten erst von den Amphibien ab hinzu.

Beim Menschen und überhaupt bei den an der Luft lebenden Geschöpfen findet sich eine Hilfsvorrichtung, welche den durch die Luft zugeleiteten Schallwellen eine günstige Leitung zum Labyrinthe bietet. Das Prinzip der Zuleitung besteht in der Aufnahme des Schalles durch eine Membran, das Trommelfell, und Weiterleitung von dieser zum Labyrinth durch feste Körper. Den Zugang zum Trommelfell gewährt dem Schall das äussere Ohr, die Weiterleitung zum Labyrinth besorgt das mittlere Ohr.

Absolut genommen ist das Hören mit dem Trommelfell empfindlicher als dasjenige durch Knochenleitung (Rinne). Eine mit den Zähnen gehaltene Stimmgabel, welche soweit ausgeklungen ist, dass man sie nicht mehr hört, wird wieder hörbar, wenn man sie nunmehr vor das Ohr bringt.

Bei verschlossenem Gehörgang ist das Hören durch Knochenleitung stärker, als bei offenem. Man vermuthet daher, dass die Knochenschwingungen sich auch der Luft des Gehörganges und durch diese dem Trommelfell mittheilen können („kraniotympanale Leitung").

Bei manchen Fischen ist das Labyrinth durch Knöchelchen u. dgl. mit der

Schwimmblase verbunden. Es ist denkbar, dass die eingeschlossene Luft eine günstigere, d. h. concentrirtere Wirkung der Körperschwingungen auf das Ohr vermittelt; andererseits wird aber den Fischen das Hören ganz abgesprochen (s. unten sub III).

II. Die Funktionen des äusseren Ohres.

Das äussere Ohr besteht aus dem nach oben konvex gekrümmten, frontal verlaufenden (äusseren) Gehörgang, von hochelliptischem Querschnitt, welcher 24 mm lang, in seinen inneren zwei Dritteln knöchern, im äusseren Drittel knorpelig ist; und einem aussen angesetzten unregelmässigen flachen Trichter, der Ohrmuschel, deren Grundlage aus Knorpel besteht. Die Ohrmuschel kann durch Muskeln sowohl in ihrer Form etwas verändert, als auch im Ganzen etwas verstellt werden, indess sind namentlich die das Erstere besorgenden Muskeln beim Menschen und bei vielen domestizirten Thieren gänzlich ungeübt.

Der Gehörgang muss zweifellos als ein Leitungsrohr betrachtet werden, welches den Schall etwa wie die Sprechröhren in Häusern, wegen Reflexion an den Wänden, ungeschwächt dem am inneren Ende ausgespannten Trommelfell zuleitet. Seine Verschliessung schwächt das Hören sehr beträchtlich. Ueber die Ohrmuschel können Versuche am Menschen, bei welchem sie verkümmert ist, nichts Wesentliches aussagen; bei Thieren dient sie offenbar als Schalltrichter, welcher die Schallwellen der grösseren Eingangsfläche auffängt, und sie durch Reflexion dem Gehörgang zuleitet. Ihre Stellung beim Menschen begünstigt etwas die Reflexion der von vorn kommenden Schallwellen gegen den Gehörgang, was möglicherweise zur Beurtheilung der Schallrichtung beiträgt (s. unten). Sehr leise Geräusche werden aber am besten gehört, wenn ihre Quelle in der verlängerten Axe des Gehörgangs liegt (Kalischer).

Versuche, bei welchen die ganze Ohrmuschel bis auf den durch eine Röhre verlängerten Gehörgang mit einer weichen Masse ausgefüllt war, haben keine merkliche Schwächung des Gehörs ergeben, also (für den Menschen) die reflektirende Funktion der Ohrmuschel unwahrscheinlich gemacht (Harless). Fehlen der Ohrmuschel bedingt ebenfalls keine Schwächung des Gehörs. Gegen die Reflexion überhaupt, sowohl an der Ohrmuschel wie am äusseren Gehörgang, wird angeführt, dass die Dimensionen dieser Organe zu klein sind im Verhältniss zur Wellenlänge des Schalls (Mach).

Künstliche Reflektoren von bedeutender Wirkung (für Schwerhörige) sind die Hörrohre, röhrenförmige, mit einem Trichter endende Verlängerungen des Gehörgangs. Die Stethoskope sind ebenfalls röhrenförmige Verlängerungen des Gehörgangs, welche mit dem anderen Ende den tönenden Körper berühren; bei ihnen ist indess ein grosser, vielleicht der grösste Theil der Wirkung auf die Leitung der Wände zu beziehen. Das Audiphon von Rhodes ist eine mit den Zähnen verbundene grosse dünne Platte, welche die Luftschwingungen mit grosser Fläche

aufnimmt und auf die Kopfknochen überträgt. Als Antiphon bezeichnet man Vorrichtungen (gestielte hohle Metallkugeln) zur Verstopfung der Gehörgänge.

III. Die Funktionen des mittleren Ohres.

1. Das Trommelfell.

Die Lufttheilchen schwingen longitudinal, d. h. in der Fortpflanzungsrichtung des Schalls; hierdurch entstehen abwechselnde Verdünnungs- und Verdichtungsschichten, die zur Schwingungsrichtung senkrecht liegen (koncentrische Kugelschalen um den Ausgangspunkt des Schalls). Der Abstand zweier benachbarter Schichten gleicher Phase heisst Wellenlänge ($l = c.t = c/n$, worin l die Wellenlänge, c die Fortpflanzungsgeschwindigkeit, t die Dauer einer ganzen Schwingung, n die Zahl der Schwingungen in der Sekunde). Treffen Luftwellen einen festen Körper, so schwingen dessen Theilchen in der gleichen Richtung weiter, es entstehen also auch in dem Körper Longitudinalschwingungen mit Verdichtung und Verdünnung. Ist aber die Dimension des Körpers in der Richtung der Schwingungen sehr klein im Vergleich zur Wellenlänge, so dass seine Theilchen keine merkliche Phasendifferenz besitzen, so schwingt der Körper in toto hin und her; dies ist also der Fall, wenn dünne Platten oder Membranen senkrecht zu ihrer Fläche von Schall getroffen werden. Man nennt diese Schwingungen Transversalschwingungen (transversal zur grössten Dimension, nicht zu verwechseln mit zur Fortpflanzungsrichtung transversalem Schwingen wie beim Licht). Da solches in toto Schwingen viel geringeren Widerstand findet, als Verdichtung und Verdünnung, so sind dünne Platten wie das Trommelfell zur Aufnahme senkrecht auffallenden Schalls besonders geeignet.

Das Trommelfell hat die Gestalt eines flachen Kegels, dessen Meridiane wegen der Spannung der cirkulären Fasern nicht grade, sondern nach Aussen konvex sind (Fig. 97), und wird durch den Hammergriff, der von oben her in radialer Richtung zwischen seine Lamellen eingeschoben ist, in die Paukenhöhle hineingezogen. Die vom Trommelfellrand gebildete Ebene steht schief gegen die Axe des Gehörgangs, oben nach aussen, unten nach innen geneigt. Weiteres s. sub 4.

2. Die Gehörknöchelchen.

Die Gehörknöchelchen, Hammer, Amboss und Steigbügel, bilden eine starre Verbindung zwischen dem Trommelfell und der das Labyrinth abgrenzenden Membran des ovalen Fensters, und übertragen die Schwingungen des Trommelfells auf die letztere.

Der Hammer wird durch eine Bandmasse getragen, welche von vorn nach hinten durch die Trommelhöhle gespannt ist und zugleich seine Drehaxe bildet (Axenband, Helmholtz); sie besteht aus zwei an den Hals des Hammers sich inserirenden Bändern: einem vorderen, an die Spina tympanica ant. angehefteten, und einem hinteren, welches die Verlängerung des vorderen bildet. Um diese Axe wird der Hammer durch die seinem Griff sich mittheilenden Bewegungen des Trommelfells gedreht, und sammt ihm der mit ihm artikulirende Amboss: letzterer wird wesentlich vom Hammer getragen, ist aber durch seinen kurzen Fortsatz dergestalt mit der hinteren Trommelhöhlenwand verbunden, dass er die Bewegungen des Hammers etwas modifizirt, so dass beide zusammen einen komplizirten Winkelhebel bilden, und der Nabel des Trommelfells nur vertikal zu dessen Randebene sich bewegen kann. Der lange Ambossfortsatz, dessen Ende mit dem Steigbügel artikulirt, schwebt etwas nach innen vom Hammergriff, dem er stets annähernd parallel bleibt. Die Spannung des Axenbandes bewirkt als Gleichgewichtsstellung des Hammergriffs und Trommelfells das Hineinragen beider in die Paukenhöhle. Das Gelenk zwischen Hammer und Amboss ist sattelförmig; der Körper des Amboss umfasst die konvex-konkave Gelenkfläche am Halse des Hammers. Die Gelenkflächen sind mit einer Art von Sperrzahn versehen, so dass Einwärtsdrehungen des Hammers dem Amboss genau mitgetheilt werden, Auswärtsbewegungen aber nicht; der Steigbügel kann daher durch letztere nicht aus dem ovalen Fenster herausgerissen werden; gegen das zu starke Hineintreiben schützt die Spannung des Trommelfells selbst. Die Bedeutung der Gelenke in der festen Verbindung zwischen Trommelfell und Membran des ovalen Fensters liegt also darin, dem ersteren Exkursionen ohne Gefährdung des Labyrinths zu gestatten (Helmholtz).

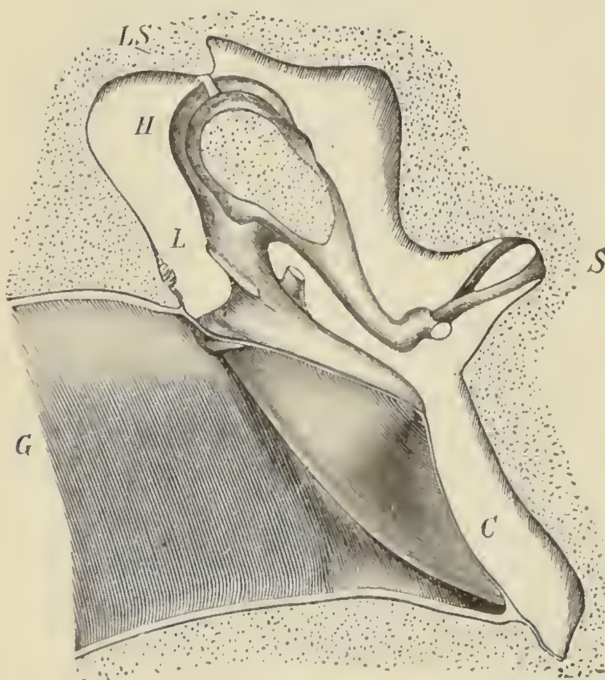


Fig. 97.

Zur Veranschaulichung des Trommelfells, der Gehörknöchelchen und der Paukenhöhle diene Fig. 97. Dieselbe stellt (nach Hensen) einen frontalen Schnitt durch das linke Ohr dar, bei viermaliger Vergrösserung. Der Schnitt geht dicht hinter

dem Hammergriff hindurch, und das Präparat ist von hinten betrachtet, so dass z. B. der vor dem Schnitt liegende Hammer und ein Theil des Amboss in hinterer Ansicht erscheinen. *G* ist der Gehörgang, *C* die Paukenhöhle. Man sieht die Wölbung und den Anheftungsrand des Trommelfells, welches oben durch den kurzen Hammerfortsatz etwas nach aussen gedrückt ist. Am Hammerhalse ist bei *L* eine Leiste zum Ansatz von (abgeschnittenen) Ligamenten. *H* Kopf des Hammers, *LS* Lig. superius. Am Amboss sieht man die Sperrzähne, und die Sägefläche des kurzen Fortsatzes. Am Hammerstiel sieht man den Stumpf der Tensorsehne, ebenso am Steinbügelkopf den Stumpf des Stapedius.

3. Die Paukenhöhle, die Tuba Eustachii und die inneren Ohrmuskeln.

Die Paukenhöhle ist ein mit Luft erfüllter Hohlraum, welcher den Gehörknöchelchen freien Spielraum gewährt; sie kommunizirt mit den Warzenzellen (Bedeutung s. unten), und ferner mit dem Nasenrachenraum durch die Tuba Eustachii. Die letztere ist in der Ruhe in ihrem knorpelig-membranösen Theile geschlossen, öffnet sich aber bei jeder Schluckbewegung, wahrscheinlich auch beim Gähnen, und giebt auch bei tiefer Inspiration und bei der Stimmgebung etwas nach. Bei jeder Oeffnung der Tuba hat die Paukenhöhlenluft Gelegenheit, ihre Spannung mit dem äusseren Luftdruck auszugleichen (s. unten). Zugleich dient die nach aussen flimmernde Tubenschleimhaut als Abzugskanal für die Sekrete der Paukenhöhle.

Der Tubenkanal ist 35 mm lang, im hinteren Drittel knöchern und hier permanent offen. Die knorpeligen vorderen zwei Drittel bilden ein vertikal elliptisches Rohr, dessen Höhe nach vorn zunimmt (hinten 2, vorn 9 mm); dasselbe ist vorn schräg abgestutzt, dergestalt dass die mediale Wand weiter nach vorn reicht als die laterale, von welcher auf einem vorn gelegten Transversalschnitt (Fig. 98, vergrössert) nur noch der oberste Theil als sog. Haken *b* übrig ist; den Rest der lateralen Wand bildet eine dem lateralen Knorpel *a* anliegende Membran; *T* ist das spaltförmige Lumen. Der Verschluss ist nachgiebig, wie der VALSALVA'sche Versuch beweist (s. unten); ausserdem kann vom unteren Nasengang aus, welchem die Tubenöffnung gegenüberliegt, ein Katheter in die Tuba eingeschoben werden.

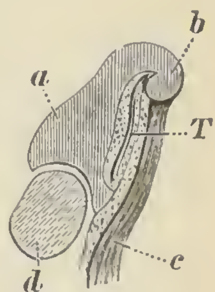


Fig. 98.

Muskeln, welchen die Eröffnung der Tuba zugeschrieben wird, sind der Tensor palati mollis (Sphenostaphylinus) und der Levator palati mollis (Petrostaphylinus). Der erstere *c* entspringt zum Theil von dem Knorpelhaken *b*, nach Einigen auch von der lateralen Tubenwand selbst, welche er demnach von der medialen abziehen könnte. Manche sprechen ihm, da seine Hauptzug-

richtung nach unten und innen geht, überhaupt die Oeffnungswirkung ab. Jedoch wäre es möglich, dass er durch Herabziehen des Knorpelhakens die laterale Tubenwand schlaff macht, und dadurch dem Luftdruck die Oeffnung ermöglicht. Noch unklarer ist die öffnende Wirkung des Levator, welcher der Tube nur entlang läuft; *d* stellt seinen Querschnitt dar; man sieht beim Schlucken durch seine Kontraktion einen queren Wulst im unteren Theil des Tubenostium sich erheben (*LW*, Fig. 27, p. 190), während gleichzeitig der sog. Tubenwulst medianwärts und etwas nach oben rückt. Auch ohne Bewegung des Gaumensegels soll Oeffnung der Tuba möglich sein (Yule).

Der hier gegebenen Darstellung, dass die Tube für gewöhnlich geschlossen ist und nur beim Schlingen sich öffnet (Toynbee, Politzer, Moos u. A.), steht die Behauptung beständigen Offenseins (Rüdinger, Lucae) gegenüber. Dass man im geschlossenen Raum bei starken Luftdruckschwankungen eine Bewegung des Trommelfells fühlt (Mach & Kessel), beweist nicht viel für den Schluss, da dies auch bei Offensein der engen Röhre eintreten würde (Lucae). Dass die Tuba zum Hören der eigenen Stimme diene, ist unwahrscheinlich, da sie wahrscheinlich gewöhnlich geschlossen ist, und die Stimme gerade bei ihrer Oeffnung abnorm klingt. Für kräftige Schallübertragung ist Geschlossensein der Tuba von Vortheil, ebenso die Kommunikation der Paukenhöhle mit den unregelmässigen Hohlräumen der Cellulae mastoideae etc. (Mach & Kessel).

Durch In- oder Exspiration bei geschlossener Mund- und Nasenöffnung kann Luft durch die Tuba aus der Paukenhöhle ausgesogen resp. in dieselbe eingetrieben werden (Valsalva'scher Versuch). Der zur Ueberwindung des Tubenverschlusses nöthige Druck kann am besten im pneumatischen Kabinet gemessen werden; er beträgt zum Eintreiben über 200, zum Aussaugen nur 20—40 mm Hg, die Tuba wirkt also ventilartig, was auch aus der Mechanik des Verschlusses leicht begreiflich ist; beim Schlucken gelingt das Eintreiben schon unter 20 mm; der Valsalva'sche Versuch trägt schon an sich zur Lockerung des Tubenverschlusses bei (Hartmann). Oefteres Schlucken vermindert auch die beim Eintritt in komprimirte Luft (Fundamentirungscaissons) auftretenden Trommelfellbeschwerden.

Durch Luftdruckschwankung in der Paukenhöhle kann das Trommelfell an der Spitze des Hammergriffs um 0,76, der lange Ambossfortsatz um 0,21, die Steigbügelplatte um 0,25 mm ihre Stellung ändern; die Bewegungen durch positiven Druck sind 2—3 mal so gross als beim Saugen (Weber-Liel, F. Bezold).

Die Sehne des Tensor tympani, welche, nachdem sie über ihre Rolle gegangen, einen rechten Winkel mit dem Hammergriff bildend sich dicht unter der Drehaxe des Hammers ansetzt, zieht bei der Kon-

traktion des Muskels den Hammergriff sammt dem Trommelfell weiter nach innen, wodurch das letztere stärker gespannt wird. Die vom Trigeminus abhängige Kontraktion kann von Manchen willkürlich hervorgerufen werden (J. Müller); ferner erfolgt sie als Mitbewegung bei kräftiger Kontraktion der Kaumuskeln (Fick). Der Nutzen der Kontraktion für das Hören im Allgemeinen könnte im festeren Anschluss der Knöchelchengelenke oder auch in der Spannungszunahme des Trommelfells liegen (s. unten). Nach Aufhören der Kontraktion kehren Trommelfell und Hörknöchelchen durch elastische Kräfte wieder in ihre Gleichgewichtslage zurück.

Der von hinten her an das Köpfchen des Steigbügels rechtwinklig gegen dessen Ebene sich ansetzende kleine Stapedius, welcher vom Facialis innervirt wird, zieht das Amboss-Steigbügelgelenk nach hinten; die Folgen hiervon sind nicht klar; Manche schreiben ihm eine Auswärtsbewegung der Gehörknöchelchen, also eine gegen den Tensor antagonistische, trommelfellerschlaffende Wirkung zu (Politzer).

Viele Personen können willkürlich ein knackendes Geräusch im Ohre hervorbringen, welches früher mit der Kontraktion des Tensor tympani in Zusammenhang gebracht wurde (Muskelgeräusch oder plötzliche Trommelfellspannung). Gegen diese Erklärung spricht, dass das Geräusch nicht mit Einziehung des Trommelfells (nachweisbar an einem in den Gehörgang eingepassten Manometer) verbunden ist (Politzer, Löwenberg). Man leitet es daher von plötzlicher Oeffnung der Tuba Eustachii ab.

Die Angabe, dass der Tensor tympani sich im Anfang eines Schalles kontrahire, was beim Hunde durch eine eingestochene Nadel erkennbar sei (Hensen & Bockendahl), wird neuerdings angefochten (Ostmann). Beim Menschen soll allerdings auf unangenehmen Schall eine dämpfende Tensor-Kontraktion durch Einziehung des Trommelfells nachweisbar sein (Ostmann).

4. Die Schallleitung im mittleren Ohr.

Da die Dimensionen des ganzen schallleitenden Apparates im Verhältniss zur Wellenlänge der hörbaren Töne sehr klein sind, so muss man annehmen, dass alle Theile gleichzeitig in gleicher Phase begriffen sind, also als Ganzes hin- und herschwingen (E. Weber, Helmholtz). Die schwingenden Theile des Ohres verhalten sich dem Schall gegenüber im Prinzip wie ein Resonator. Die künstlichen Resonatoren werden nur durch solche Töne in Schwingungen versetzt, welche mit ihrem Eigenton nahe übereinstimmen. Dass im Gegensatz zu diesem Verhalten das Ohr nicht blos auf jeden Ton gleich gut reagirt, sondern auch jedem Klang und jedem Geräusch auf das Genaueste folgt, ist die wichtigste Thatsache der Akustik. Sollte auch im Ohr eine Zerlegung jedes Schalls in einfache Bestandtheile durch eine Reihe von Resonatoren stattfinden (s. unten), so muss doch vor dieser Zerlegung

die Leitung den Schall in all seinen Details erhalten, die äusseren schallleitenden Theile also, besonders das Trommelfell, als dessen mehr passive Anhängsel Gehörknöchelchen und Labyrinthwasser betrachtet werden können, wesentlich andere Eigenschaften besitzen als gewöhnliche Resonatoren, z. B. gespannte Membranen. Geringe Masse und grosse Widerstände scheinen die Hauptmomente, welche den Einfluss des Eigentons abschwächen, grade wie bei den Wellenzeichnern (p. 78) den Einfluss der Trägheitsschwingungen. Ferner lässt der unsymmetrische Bau des Trommelfells es möglich erscheinen, dass dasselbe gleichsam unendlich viele Eigentöne hat; wie auch Phonautographenmembranen (p. 339), wenn sie die Krümmung des Trommelfells und einen eingelassenen Radius nach Art des Hammergriffs haben, am treuesten die verschiedensten Schwingungen aufnehmen (Fick, Hensen). Ausserdem aber scheint ein wesentliches Moment, dass schon die kleinsten Elongationen zur Erregung der höchst empfindlichen Hörnervenendigungen ausreichen, und für sehr kleine Elongationen der Einfluss des Eigentons sehr gering ist. Ja es werden sogar Vorrichtungen angegeben, welche die Grösse der Elongation vermindern, während entsprechend an Kraft gewonnen wird. So hat die Krümmung der Trommelfellmeridiane (p. 497), wie theoretische Betrachtung lehrt, die Folge, dass die auf die Fläche wirkenden Stösse den Nabel des Trommelfells so bewegen, als ob sie am Ende eines sehr langen, dieser aber am Ende eines sehr kurzen Hebelarms angebracht wäre; ferner wirkt in gleichen Sinne, dass von der Axe ab gerechnet der Hammergriff 1,5 mal so lang ist als der lange Ambossfortsatz (Helmholtz); endlich ist die Kleinheit der Membran des ovalen Fensters im Verhältniss zum Trommelfell ein ähnliches Moment.

Obgleich das Trommelfell allen Schwingungen genau folgt, so hat doch sein Eigenton insofern einigen Einfluss, als gesteigerte Spannung, welche den Eigenton erhöht, hohe Töne stärker wirksam macht. Auf diese Weise ist also eine Art Akkomodation an höhere Tonlagen möglich; beim Aufeinanderpressen der Kiefer (p. 501) werden sehr hohe Töne besser hörbar (Lucae)*). Ausserdem vermindert höhere Spannung die Intensität der Schwingungen, wirkt also dämpfend (J. Müller). Die Spannung des Trommelfells wird vermehrt durch Kontraktion des Tensor tympani, vielleicht vermindert durch den Stapedius (p. 501). Ausserdem wird die Stellung und Spannung des Trommelfells durch den Luftdruck in der Paukenhöhle verändert, dessen Ausgleichung

*) Ich finde dies bei Versuchen mit der Galton'schen Pfeife bestätigt.

mit dem äusseren (p. 499f.) daher sehr wichtig ist. Neben der Akkommodation des Trommelfells für hohe Töne durch Tensorkontraktion, soll auch eine solche für tiefe Töne durch Stapediuskontraktion möglich sein und daher (vgl. p. 501) bei kräftigem Lidschluss eintreten (Lucae).

Die Membran des runden Fensters bildet neben der des ovalen eine zweite Abgrenzung zwischen Paukenhöhle und Labyrinthwasser; auf Druck gegen die eine Membran wölbt die andere sich hervor, da das Labyrinthwasser in eine sonst unnachgiebige Höhle eingeschlossen ist. Ohne das runde Fenster würde der Steigbügel keine Bewegungen machen können, jede Bewegung des Trommelfells würde die Membran des ovalen Fensters und das Labyrinthwasser gefährden. Unrichtig ist aber die Vorstellung, dass auch bei den zum Hören nöthigen Schwingungen des Steigbügels die Membran des runden Fensters jedesmal in entgegengesetzter Richtung auszuweichen habe; die Amplituden sind hierzu viel zu gering. Ueberhaupt bestehen vermuthlich die Oscillationen der Gehörknöchelchen gar nicht in Drehungen um deren Axe, sondern die Axe schwingt selber mit. Als zweiter Zugang zum Labyrinth kann auch das runde Fenster Schwingungen zuleiten, wie durch direkte Beobachtung seiner Membran bei verschlossenem ovalen Fenster nachweisbar ist (Weber-Liel).

Wie normal die Luftschwingungen durch das Trommelfell auf die schwingenden Theile des Gehörorgans übertragen werden, so geschieht auch das Umgekehrte, wenn das Gehörorgan primär (durch Knochenleitung, z. B. die eigene Stimme) in Schwingungen versetzt wird. Diese Ableitung schwächt die Schwingungen des Ohres (Mach). Verhindert man sie, durch Schliessen des Gehörgangs, so hört man daher den durch Knochenleitung zugeführten Schall und die eigene Stimme stärker (Weber).

IV. Die Funktionen des inneren Ohres.

1. Die Nervenendigungen im Labyrinth.

Die Endapparate des Hörnerven sind an der inneren Oberfläche geschlossener Hohlorgane angebracht, welche das Labyrinth grossentheils ausfüllen (in Fig. 99—101 schematisch dargestellt). Beim Menschen sind zwei getrennte Systeme solcher Organe zu unterscheiden: 1. der Utriculus (Sacculus hemiellipticus) mit den drei häutigen Bogengängen, welche die halbkreisförmigen Kanäle fast ganz ausfüllen; 2. der Sacculus (Sacc. hemisphaericus) mit dem Canalis

cochlearis der Schnecke; der letztere Raum wird dadurch gebildet, dass von der knöchernen Schneckentreppe (*L. o.*, Fig. 101) zwei Membranen zur gegenüberliegenden Schneckenwand abgehen, die Membr. basilaris *M. b.* und die Reissner'sche Membran *M. R.*; der zwischen beiden bleibende Kanal *C. C.* ragt am unteren Schneckenende in den Vorhof hinein, und ist hier durch den feinen Canalis reuniens (Hensen), *g* Fig. 99, mit dem Sacculus verbunden.

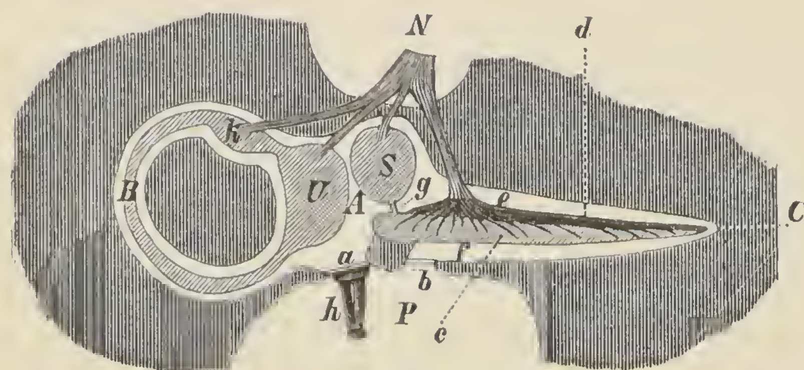


Fig. 99.

Schematischer Durchschnitt des inneren Ohres.

A Vorhof, *B* ein Bogengang, *C* Schnecke, aufgewickelt dargestellt, *P* Paukenhöhle, *U* Utriculus, *S* Sacculus, *N* Hörnerv, *a* Membran des ovalen Fensters, *b* Membran des runden Fensters, *c* Canalis cochlearis, *d* Lamina spiralis ossea, *e* Scala vestibuli, *f* Scala tympani, *g* Canalis reuniens, *h* Steigbügel, *k* Ampulle. — Das senkrecht Schraffirte ist Knochen, das schräg Schraffirte Endolymphe, die weiss gelassenen Felder im Labyrinth Perilymphe.

Beide Systeme sind von kontinuirlichem Epithel ausgekleidet und mit einer zähen Flüssigkeit, der Endolymphe, erfüllt. Der Rest des knöchernen Labyrinths, also der Vorhof ausserhalb der Otolithensäcke, der enge Raum der Bogengänge ausserhalb ihrer Häute, endlich die beiden den Can. cochlearis einschliessenden Schneckentreppen, die obere, Scala vestibuli *Sc. Ve.*, die untere, mit dem runden Fenster endende Scala tympani *Sc. Ty.*, sind mit dem eigentlichen dünnflüssigen Labyrinthwasser (Perilymphe) erfüllt; die Endolymphe kann dem Glaskörper, die Perilymphe dem Humor aqueus des Auges verglichen werden.

Von den Labyrinththeilen finden sich die Otolithensäckchen auch bei Wirbellosen bis zu den Würmern und Quallen herab, die Bogengänge nur bei den Wirbelthieren, und die Schnecke nur bei den Vögeln und Säugethieren, weniger entwickelt auch bei Reptilien, rudimentär bis zu den Fischen.

Die Bogengänge, in Fig. 100 schematisch von oben her dargestellt, sind bei allen Wirbelthieren in drei zu einander senkrechten Ebenen angebracht, einer horizontalen und zwei vertikalen, welche mit der Frontal- und Sagittalebene Winkel von 45° bilden. Der horizontale wird jetzt meist als Can. externus (*E*), die beiden vertikalen als Can. anterior (*A*) und posterior (*P*) bezeichnet. Parallele (und physiologisch zusammengehörige, s. unten) Ebenenpaare haben also: 1) beide externi (*E*, *E'*), 2) linker anterior und rechter posterior (*A*, *P'*), 3) rechter anterior und

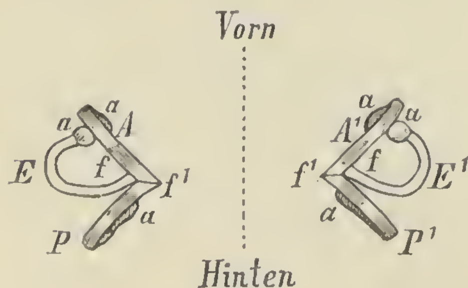


Fig. 100.

linker posterior (A', P). Jeder Bogengang hat ein Ampullende (a), und ein freies Ende (f); anterior und posterior vereinigen sich zu einem gemeinsamen freien Ende (f').

Die Perilymphe kommunizirt durch den Aquaeductus cochleae (Ductus perilymphaticus) mit dem Subarachnoidalraum, die Endolymphe durch den von beiden Vorhofssäckchen ausgehenden Aquaeductus vestibuli (Ductus endolymphaticus) mit einem in der Schädelhöhle liegenden Endbläschen. In beiden Flüssigkeiten herrscht also vermuthlich der p. 470 erörterte Druck.

Der Hörnerv besitzt Endorgane: 1. In den Ampullen der Bogengänge, und zwar in einer mit einem Nervenepithel versehenen halbkreisförmigen Falte derselben (Crista acustica) an der Konkavität des Bogengangs. Auf derselben stehen die langen feinen Hörhaare, bei manchen Thieren weit in die Ampulle hineinragend: dieselben wurzeln auf den mit Nervenfasern zusammenhängenden sog. Hörzellen des Nervenepithels, dessen übrige Zellen indifferente Zwischenglieder zu sein scheinen. 2. In den Vorhofs- oder Otolithensäckchen (Utriculus und Sacculus). Auch hier endigt der Nerv in einer Crista oder (bei den Säugethieren) Macula acustica, welche mit kürzeren Haaren besetzt ist, und welcher eine die Otolithen enthaltende Gallerte anliegt; letztere Gebilde bestehen aus mikroskopischen Krystallen von Kalkkarbonat in Arragonitform, die kleinsten Krystalle haben Molekularbewegung; bei Knochenfischen und Wirbellosen sind die Otolithen harte grosse Konglomerate. 3. Im Corti'schen Organ des Canalis cochlearis ($C.C.$, Fig. 101). Die Fasern des in die Spindel eintretenden Schneckennerven haben daselbst ihr Spinalganglion (p. 427), das Gangl. spirale, und gehen durch die radiären Kanälchen NN der Lamina ossea in den Canalis cochlearis ab; sie begeben sich zu einer eigenthümlichen Formation, welche sich aus dem Epithel des letzteren auf der Basilarmembran entwickelt hat, dem Corti'schen Organ. Die Haupttheile des letzteren sind nach den neueren Untersuchungen folgende: Auf jedem radialen Durchschnitt finden sich zwei elastische, härtliche Pfeiler a und b, welche mit ihren Köpfen untereinander artikuliren, die Corti'schen Bögen und Pfeiler. Nach innen vom inneren Pfeiler findet sich eine mit einer Nervenfaser in Verbindung stehende „innere Haarzelle" c, ebenso nach aussen vom äusseren Pfeiler eine Anzahl „äusserer Haarzellen" d, (bei Säugethieren 3, beim Menschen 4—5; Vögel und Amphibien haben nur die inneren), welche ebenfalls mit Nervenfasern e versorgt werden. Die Köpfe der Corti'schen Pfeiler sind mit Fortsätzen versehen, durch welche sie zur Bildung eines stützenden Netzwerkes beitragen, das im Niveau des Epithelsaums liegt (Lamina reticularis, ff); in den Ringen dieses zierlichen Netzes sind die Köpfe der Haarzellen, in quinkunzialer Anordnung, befestigt. Das ganze Corti'sche Organ

Fig. 101.

ist von einer weichen Deckmembran *M.t.* bedeckt, die von der Lamina ossea ausgeht, und in der Flüssigkeit des Can. cochlearis mit freiem Rande endigt (*g*). Die Zeichnung ist schematisch gehalten.

2. Die Funktionen der einzelnen Labyrinththeile.

Die angegebene Reihenfolge des Auftretens der einzelnen Labyrinththeile in der Thierreihe lässt vermuthen, dass die Otolithensäckchen mit der elementarsten, die Schnecke mit der höchsten Gehörleistung betraut ist. In der That haben gewisse, bei der Schallwahrnehmung zu erörternde Thatsachen zu dem Schlusse geführt, dass die Schnecke zur Unterscheidung der Tonhöhen und Klangfarben, also zum musikalischen Hören, bestimmt ist, so dass den übrigen Hörapparaten vielleicht nur die Wahrnehmung von Schall überhaupt, nach Intensität, Geräuschart etc., vielleicht auch die Wahrnehmung der Richtung zukäme.

Indessen ist für die Bogengänge und Otolithensäcke neben der akustischen noch eine andere Funktion experimentell nachweisbar; Verletzungen dieser Organe haben nämlich lokomotorische Störungen zur Folge (Flourens 1842, Goltz 1869). Nach Verletzung eines Bogengangpaares mit parallelen Ebenen (p. 504) zeigen namentlich Vögel bei jeder Erregung ein Kopfpendeln in einer zu diesen parallelen Ebene, und die Neigung sich um eine zu derselben senkrechte Axe zu drehen, resp. zu überschlagen. Auch wird angegeben, dass solche Drehungen durch elektrische und mechanische Reizung eines Bogenganges hervorgerufen werden, und zwar soll Verschiebung der Endolymphe in der Richtung gegen die Ampulle Drehung um die bezeichnete Axe in dem der Verschiebung entgegengesetzten Sinne bewirken (Breuer, J. R. Ewald).

Vollständige Exstirpation beider Labyrinthe macht die Thiere anscheinend desorientirt, besonders bei verschlossenen Augen; sie nehmen die verkehrtesten Kopf- und Körperstellungen ein, sind hilflos und können nicht selbstständig fressen (Ewald). Aehnliche Folgen hat nach mehreren Autoren auch Durchschneidung der Acustici.

Bei Thieren, welche Operationen an den Otolithensäcken gestatten (Fische, Krustaceen, Cephalopoden), tritt nach Exstirpation derselben oder Wegnahme der Otolithen ebenfalls abnorme Körperhaltung ein (Delage u. A.). Bei Krebsen, welche ihre Otolithen nach der Häutung durch Sand u. dgl. ersetzen, kann man veranlassen, dass sie Eisenpulver dazu verwenden, und findet, dass sie dann durch Magnete zu bestimmten Stellungsänderungen veranlasst werden (Kreidl).

Man schliesst hieraus, dass das Labyrinth ein Sinnesorgan für die Wahrnehmung der Kopfstellung im Raum und der Kopfbewegungen ist

(Goltz, Mach, Breuer, Ewald u. A.), und mittelbar also auch für die Orientirung des ganzen Körpers. Meist stellt man sich vor, dass jede Rotation sich nach den drei Koordinatenebenen der Bogengangpaare zerlegt, und jeder Antheil durch relatives Zurückbleiben der Endolymphe eine Verschiebung der Haare bewirke. Diese würde nur im Augenblick der Geschwindigkeitsänderung (Beschleunigung, vgl. p. 487) eintreten. Während die Ampullen die rotatorischen Bewegungskomponenten zur Wahrnehmung bringen, sollen die Otolithen, welche ganz besonders als träge Massen zurückbleiben werden, die gradlinigen Komponenten und durch die Richtung ihres Druckes die statische Haltung erkennen lassen.

Wenn hiernach die Schnecke alleiniges Hörorgan ist, müssten Fische und Wirbellose überhaupt nicht hören, falls nicht bei letzteren noch unbekannte Hörorgane vorhanden sind. In der That fehlt es nicht an Versuchen, nach welchen den Fischen (Kreidl) und den Krustaceen (Beer) das Hörvermögen ganz abgesprochen wird.

Bei Wirbelthieren sind die Otolithen so auf den Haaren befestigt, dass sie durch ihre Schwere an denselben ziehen könnten; bei niederen Wirbelthieren sollen diese Zugebenen zu einander senkrecht stehen (Breuer). Bei Säugern ist der eine Otolithenapparat (Lagena) zur Schnecke entwickelt; Vögel haben ausser der Schnecke drei. Bei den Rippenquallen (Ktenophoren) ist der Otolith so auf vier in Sinneszellen wurzelnde Federn gestützt, dass er bei Neigung des Körpers ungleich auf dieselben drückt, und durch Verbindung der Sinneszellen mit den Schwimmplättchen (p. 317) eine Wiederaufrichtung des Körpers bewirken kann (Chun, Engelmann, Verworn).

Folgerichtig wird auch der rotatorische Schwindel und seine reflektorischen Wirkungen (Nystagmus, Zwangsrotationen, vgl. p. 440), von Einigen auch der galvanische Schwindel (p. 441) von diesen Sinnesorganen abgeleitet. In der That bleiben die Drehschwindelerscheinungen nach Exstirpation der Labyrinthe aus (Ewald). Dagegen hat sich das Ausbleiben des galvanischen Schwindels (Ewald) nicht bestätigt (Hermann & Strehl). Nystagmus tritt jedoch beim Menschen nachweisbar auch als Reaktion auf Gesehenes auf, z. B. wenn man beim Eisenbahnfahren den Vordergrund zu betrachten sucht (Hermann).

Beim Menschen ist jedenfalls die besprochene Labyrinthfunktion von relativ geringer Bedeutung, denn Taubstumme zeigen niemals die bei Vögeln beobachtete Desorientirung, obwohl etwa 68 pCt. derselben kein oder ein ganz defektes Labyrinth haben (Mygind). Zwar fehlt einem gewissen Procentsatz derselben der Drehschwindel, auch der galvanische Schwindel, und manche zeigen unbedeutende Unbeholfenheit der Lokomotion (James, Kreidl u. A.), aber diese Defekte kommen auch bei vielen Normalen vor, und die Unbeholfenheit erklärt sich theilweise aus der Taubheit selbst und aus Erziehungsmängeln; sehr viele Taubstumme sind treffliche Tänzer, Turner etc. Vgl. auch die Bemerkungen p. 487 f.

Dass die Bogengänge und Otolithensäcke ausserdem, und beim Menschen sogar vorwiegend, Hörfunktionen haben, ergiebt sich schon aus dem ganz gewöhn-

lichen Zusammenfallen ihres Defektes mit Taubstummheit; $^1/_5$ aller Taubstummen hat normale Schnecken, aber defekte Labyrinthe (Mygind). Ferner empfangen die Ampullen und der Utriculus ihre Nervenfasern nicht blos vom N. vestibuli, sondern auch vom N. cochleae. Vermuthlich dient das Gehörorgan ursprünglich zur Wahrnehmung von Relativbewegungen kleiner Theile innerhalb des Körpers, wie sie sowohl durch Lageveränderungen wie durch Schallschwingungen vorkommen; die Schallwahrnehmung hat sich in den obersten Thierklassen am höchsten entwickelt, während die andere Funktion hauptsächlich bei den in einem dreidimensionalen Medium sich frei bewegenden Geschöpfen (Wasserthiere, fliegende Thiere) Bedeutung hat.

Nach Labyrinthexstirpation zeigen die Thiere eine gewisse Muskelschlaffheit, welche mit einer besonderen tonisirenden Reflexwirkung des Organs zusammenhängen soll (Ewald). Auch Beziehungen zur Todtenstarre werden behauptet. Dieser Gegenstand ist noch ganz unaufgeklärt.

Nach Einführung reizender Substanzen in den Gehörgang (Chloroform, Chloral) werden zuweilen Zwangsbewegungen und Gleichgewichtsstörungen beobachtet (Brown-Séquard u. A.), welche von Einigen einer Einwirkung auf die Bogengänge zugeschrieben werden (Vulpian). Aber ähnlich wirkt zuweilen auch Reizung beliebiger Hautstellen (Brown-Séquard). Dieselbe Wirkung hat auch Eintreibung von Flüssigkeiten in die Paukenhöhle, aber nicht durch Reizung der Bogengänge, sondern durch Eindringen in den Arachnoidalraum auf dem Wege des runden Fensters und des Aquaeductus cochleae (Baginsky).

3. Die Erregungen der Nervenendigungen.

Als unzweifelhaft kann angesehen werden, dass das Labyrinthwasser und mit ihm seine häutigen Einschlüsse sammt den auf ihnen befindlichen Apparaten und Nervenendigungen, beim Hören in Schwingungen versetzt werden, und dass diese Schwingungen die Hörnervenendigungen erregen. Beim Hören durch Knochenleitung werden die Schwingungen vom Schädel, beim gewöhnlichen Hören durch die Membran des ovalen und vielleicht auch (s. oben) durch die des runden Fensters erregt. Dass alle Theile des Ohres stets in gleicher Schwingungsphase begriffen sind, also in toto hin- und herschwingen, ist schon oben bemerkt. Ueber die Richtung der Schwingungen, namentlich in den verzweigten Kanaltheilen, lässt sich nichts Sicheres angeben.

Der Umstand, dass das akustische Nervenepithel theils mit Haaren versehen ist, welche in die schwingende Endolymphe hinausragen, theils mit in dieser suspendirten harten Körpern in Berührung ist, hat die Hypothese begünstigt, dass die Erregung des Hörnerven direkt auf mechanische Weise durch die Schwingungen geschehe, etwa wie beim mechanischen Tetanisiren eines Nerven. Indess ist diese Erklärung mit Vorsicht aufzunehmen, weil erstens haartragende Nervenepithelien auch bei anderen Sinnesorganen vorkommen, zweitens die Intensität der Bewegung im Labyrinth verschwindend klein ist gegen diejenigen

Intensitäten, welche sonst zur mechanischen Nervenerregung nöthig sind; man müsste also mindestens eine besondere Empfindlichkeit der akustischen Nervenenden annehmen, was nicht mehr befriedigt, als das Geständniss, dass die Erregung durch Schall noch ebenso unverständlich ist, wie die der Netzhaut durch Licht. Zu beachten ist auch, dass einem Theile der haartragenden Epithelien ganz andere Funktionen (s. oben) zugeschrieben werden.

Die Angabe, dass Schall auch mit dem blossen Acusticusstumpf, ohne Gehörorgan, wahrgenommen werden könne (R. Ewald, Fano & Masini) wird theils bestritten (Bernstein & Matte), theils auf taktile Erregung von Hautnerven durch Schallschwingungen zurückgeführt (Hermann & Strehl).

Von anderen Acusticus-Erregungen als durch Schall ist nur über elektrische Einiges bekannt. Leitet man einen starken Strom durch das Ohr, so entsteht beim Schliessen oder Oeffnen, je nachdem die Kathode oder die Anode im Gehörgang steckt, ein Klingen, welches etwas nachdauert; zugleich treten Geräusche auf; jedoch ist unbekannt, ob der Nerv selbst oder nur gewisse Endorgane gereizt werden (Brenner, Schwartze). Da das Klingen mit dem Eigenton des Ohres übereinstimmt, so könnte man annehmen, dass es nur auf elektrischer Steigerung der Erregbarkeit beruht (Kiesselbach).

IV. Die Schallwahrnehmung.

Die Gehörempfindungen kann man in unmusikalische oder Geräusche (im weiteren Sinne, also auch die kurzen Schalle, welche als Knall, Stoss etc. bezeichnet werden) und in musikalische oder Klänge eintheilen; die einfachste Art der letzteren (p. 340) sind die Töne. An den Geräuschen und Klängen unterscheiden wir die Intensität und den Charakter, an den Klängen ausserdem die Tonhöhe, jedoch lassen auch Geräusche meist Höhen wahrnehmen (s. unten sub 3).

1. Die Wahrnehmung der Intensität.

Als objektive Intensität einer Schallschwingung bezeichnet man deren Energie. Bei Fortpflanzung des Schalles in einem homogenen unbegrenzten Medium nimmt die Intensität mit dem Quadrate der Entfernung ab. Die Intensität der Schallempfindung wächst natürlich mit der objektiven Intensität am Ohre.

Die Energie einer Schwingung ist ganz potential in den äussersten Elongationen, und ganz kinetisch (lebendige Kraft) bei den Durchgängen durch die Gleichgewichtslage; im letzteren Falle ist sie (p. 9) dem Quadrate der Durchgangsgeschwindigkeit proportional; letztere ist $= 2\pi n a$, wenn n die Schwingungszahl und

a die Amplitude; folglich ist die Intensität dem Quadrate der beiden letzteren Grössen proportional.

Eine scheinbare Ausnahme vom Intensitätsgesetz zeigt sich beim Schall fallender Körper, deren lebendige Kraft gleich $p \cdot h$ ist, wenn p Gewicht und h Fallhöhe ist. Hiernach sollte die Intensität des Schalles beim Gewicht p' und der Fallhöhe h' dieselbe bleiben, wenn $p/p' = h'/h$ ist. In Wirklichkeit aber bleibt sie dieselbe, wenn

$$\frac{p}{p'} = \left(\frac{h'}{h}\right)^{0,54} \text{ oder annähernd } = \sqrt{\frac{h'}{h}},$$

d. h. die Intensität ist annähernd der Wurzel der Fallhöhe, d. h. der Grösse der Bewegung, proportional (Schafhäutl, Vierordt, nach Oberbeck ist der Exponent 0,63). Hieraus wäre zu schliessen, dass beim Fall die lebende Kraft nicht vollständig in Form von Schallbewegung auftritt. Neuerdings wird von Starke wieder behauptet, dass die Intensität der lebendigen Kraft des Auffallens proportional ist. Der Fall ist noch hörbar, wenn $p = 1$ mg und $h = 1$ mm ist.

Die Reizschwelle des Schalles in Bezug auf Intensität wird meist durch das Quadrat der Entfernung gemessen, in welcher Geräusche, z. B. eine tickende Uhr, gewisse Sprachlaute (vgl. p. 360f.), gehört werden, genauer mit Fall-Phonometern (s. oben), oder mit einem Telephon, dessen Ströme bis zur Hörgrenze geschwächt werden. Bezeichnet s die Reizschwelle eines Normalen, s' diejenige einer beliebigen Person, so kann man den Werth s/s' die Hörschärfe der letzteren nennen. Sie nimmt mit zunehmendem Alter ab; die Reizschwelle liegt für hohe Töne niedriger (F. Bezold, Zwaardemaker).

Aus der Entfernung, bis zu welcher Orgelpfeifen hörbar sind, hat man berechnet, dass Hören noch stattfindet, wenn die Lufttheilchen am Ohre eine Druckschwankung von 0,018 mm Wasser und eine Schwingungsamplitude von 0,00004 mm haben (das Trommelfell eine noch viel geringere); die lebendige Kraft des ganzen Trommelfells betrüge dabei für jede Schwingung $^1/_{543000}$ mg-mm (Töpler & Boltzmann); Lord Rayleigh findet mit verklingenden Stimmgabeln die Grenze erst bei $^1/_{32}$ obiger Amplitude; die Energie ist hierbei gleich der des Lichtes einer Normalkerze in 3000 m Entfernung. Die Grenze der Hör- und Sichtbarkeit liegt also etwa bei gleicher Energie. Noch viel niedriger liegt die Reizschwelle nach den Telephonversuchen von Wien, nämlich bei einer Energie des Trommelfells von $^1/_{454000}$ mg-mm für die ganze Sekunde oder $5,1 \cdot 10^{-18}$ kal. Hiernach würde man das Gras wachsen hören, wenn seine Energie als Schall aufträte. Die neueste Angabe von Lord Rayleigh setzt die Grenze bei 4,6 bis 6 mal 10^{-9} Atm.; dies wäre etwa 0,00005 mm H_2O, oder $^1/_{350}$ des eingangs angegebenen Werthes.

Intensitätsunterschiede müssen, um gleich gut erkannt zu werden, annähernd der absoluten Intensität proportional sein (E. H. Weber, Wien u. A.); auch hier gilt also das psychophysische Gesetz (p. 478).

2. Die Wahrnehmung der Tonhöhe.

a. Die Tonempfindung und ihre Grenzen.

Die Empfindung der Tonhöhe hängt von der Zahl der Schwin-

gungen in der Zeiteinheit ab, die Höhe nimmt mit letzterer zu. Die absolute Höhe der Schwingungszahl wird viel weniger sicher erkannt als gewisse Höhenbeziehungen, welche Verhältnissen der Schwingungszahlen entsprechen, z. B. das Oktavenverhältniss.

Vorrichtungen, welche Töne durch zählbare Stösse hervorbringen, nennt man Sirenen. Bei der gewöhnlichen Sirene (Cagniard la Tour) rotirt eine mit einem Löcherkranz versehene Scheibe so über einer zweiten von gleicher Löcherzahl, dass alle Löcher sich abwechselnd öffnen und decken; die feste Scheibe verschliesst den Windkasten, so dass die Luft periodisch herausstürzt, und vermöge schiefer Bohrung der Löcher die Rotation selbst unterhält. Die Schwingungszahl ist das Produkt aus der Löcherzahl und der (an einem Zähler ablesbaren) Umdrehungszahl. Die Scheiben können auch mehrere Löcherreihen haben, die man mittels Schiebers nach Belieben spielen lassen kann, wodurch Kombination mehrerer Töne möglich wird (Dove), noch vollkommener, wenn man zwei Sirenen von mehreren Löcherreihen so kuppelt, dass beider Scheiben dieselbe Axe haben (Doppelsirene von Helmholtz). Einfachere Sirenen sind Löcherscheiben, gegen welche mit einem Rohr geblasen wird (Seebeck), Zahnräder, an welchen ein Papierblatt streift (Savart). — Die Wellensirene von R. König ist dazu bestimmt, Luftbewegungen von ganz bestimmtem zeitlichen Verlauf periodisch hervorzubringen; die Kurve des Vorgangs, z. B. eine Sinuskurve oder eine Kombination solcher Kurven mit bestimmten Phasenverhältnissen (p. 339), eine Vokalkurve (p. 353), wird in Blech ausgeschnitten, und bewegt sich schnell vor einem der Ordinatenrichtung entsprechenden Spalt vorbei, aus welchem der Wind kommt und welchen das Blech theilweise deckt.

Der tiefste wahrnehmbare Ton liegt nach den besten Angaben (Helmholtz u. A.) bei 22 (Fis_2) bis 28 (Ais_2) Schwingungen p. sek.; tiefere Angaben beruhen auf Täuschungen durch Obertöne. Die obere Grenze liegt meist bei etwa 16000 (c^7); doch gehen die Angaben bis 41000 (e^8). Manche können so hohe Töne wie das Zirpen der Heimchen, die hohen Partialtöne der Zischlaute, nicht mehr hören. Die Hörfähigkeit erstreckt sich hiernach auf mindestens 9 und höchstens 11 Oktaven.

Zur Hervorbringung der tiefsten Töne eignen sich breite, lange, am Ende belastete Metalllamellen, für die höchsten sehr kurze Stimmgabeln, oder die Longitudinalschwingungen von Stahlstäben, die an der Stirnseite angeschlagen werden, oder ein sehr kurzes verstellbares (Galton'sches) Pfeifchen. Ueber Akkommodation an hohe Töne s. p. 502. Mit zunehmendem Alter nimmt das Wahrnehmungsvermögen für die höchsten und tiefsten Töne ab (Zwaardemaker, v. Bezold).

Zur Wahrnehmung der Tonhöhe müssen mindestens 16—20 Schwingungen auf das Ohr wirken (Exner, Auerbach). Aber auch bei weniger als 16 Schwingungen, ja bis zu 2 herab, ist die Tonhöhe noch, wenn auch immer ungenauer, erkennbar (W. Kohlrausch).

Ferner dürfen die Oscillationen unterbrochen sein, ja es genügen schon 2 derselben, um aus ihrem Zeitabstande die Tonhöhe bestimmt

zu erkennen, wenn nur diese Stosspaare genügend häufig nach einander einwirken (SAVART, PFAUNDLER, W. KOHLRAUSCH).

Der letztere Versuch kann so ausgeführt werden, dass in einem rotirenden Zahnrade, dessen Zähne durch Stoss gegen ein Kartenblatt Töne hervorbringen, die Zähne bis auf 2 benachbarte entfernt werden (SAVART), oder durch Anblasen einer Lochsirene mit zwei Röhren zugleich (PFAUNDLER), oder durch Hinüberfahren mit den Nägeln zweier Finger über geripptes Papier (W. KOHLRAUSCH). In den letzteren Fällen hört man neben dem Ton der Sirene resp. der Papierleistchen noch einen besonderen Ton, der vom Abstande der beiden Röhren oder Fingernägel abhängt. Fig. 102 *A* verdeutlicht dies, indem die Reihe . . . den einen, , , , den zweiten Ton darstellt; man hört dann noch einen dritten, vom Abstand .. abhängigen Ton. Auf demselben Prinzip der Wiederholung von je zwei äquidistanten Impulsen beruhen auch die sog. Reflexionstöne (BAUMGARTEN), welche z. B. entstehen, wenn das Geräusch eines Wasserfalles durch eine nahe Wand reflektirt wird, so dass jedem Stosse ein reflektirter in konstant bleibendem Zeitabstand nachfolgt; in Fig. 102 *B* sind mit . die Stösse des ursprünglichen, mit , die des reflektirten Geräusches bezeichnet; der Reflexionston ist der dem Abstande ., entsprechende.

A ., ., ., ., ., ., ., ., ., .,
B ., ., ., ., .,., ., ., .,

Fig. 102.

Wenn die Unterbrechungen einer Schwingung in regelmässiger Periodik erfolgen, so geben sie zu einem besonderen, dieser Periode entsprechenden „Intermittenzton“ Anlass (KÖNIG, DENNERT, HERMANN). Ein solcher entsteht z. B. wenn man am SAVART'schen Rade in regelmässigem Abstande Zahnreihen verklebt, oder in der Löcherreihe einer Lochsirene periodische Lücken herstellt, oder eine Röhren- oder Telephonleitung, durch welche man einen Ton hört, periodisch unterbricht.

b. Die Unterschiedsempfindlichkeit für Tonhöhen.

Die Empfindlichkeit für Höhenunterschiede hängt mehr als alles Andere von Anlage und Uebung ab. Sie ist schärfer für die Unreinheit von Intervallen als für die Differenz benachbarter Töne (PREYER). So konnte in einem Falle noch unterschieden werden der Ton 503 von 500 ($^1/_{21}$ Ton), dagegen 500,4 von 500,5 bei Vergleichung mit der Oktave 1001 ($^1/_{620}$ Ton). Geübte Musiker sollen noch die Töne 1000 und 1001 ($^1/_{128}$ Ton) unterscheiden können (E. H. WEBER). Wenn dieselbe Grenze (z. B. $^1/_{128}$ Ton) für alle Höhenlagen gilt (was streitig ist), so würde dies bedeuten, dass die noch wahrnehmbaren Differenzen der Schwingungszahlen diesen selbst proportional sind, also etwas dem WEBER'schen Gesetz (p. 478) Analoges. Sehr allmähliche Höhenänderungen können einen ganzen Ton erreichen, ohne bemerkt zu werden (SCRIPTURE, vgl. p. 479).

3. Die Wahrnehmung der Klangfarbe und des Geräuschcharakters.

Die Erkennung der Klangfarbe (z. B. der Instrumentart, welche eine Note hervorgebracht hat) ist Erkennung des zeitlichen Verlaufes der Schwingung (vgl. p. 339 f.); sie geschieht mit grosser Sicherheit und Vollkommenheit. Da jeder zeitliche Verlauf durch ein bestimmtes Intensitätsverhältniss der Partialtöne ausgedrückt werden kann, so wird angenommen, dass das Ohr aus jedem Klange seine Partialtöne in ihrem Intensitätsverhältniss heraushört, die Klangunterscheidung also auf Tonempfindung beruht (Helmholtz; Näheres s. sub 5).

Auch die Geräusche sind grossentheils periodische, also klangartige Erscheinungen, aber von nicht musikalischem Charakter, indem die Höhenempfindung zurücktritt. Dass aber eine bestimmte Höhe vorhanden ist, erkennt man, wenn man verschiedene gleichartige Geräusche hintereinander hervorbringt, z. B. mehrere ungleiche Holzstücke nach einander hinwirft, oder mehrere Pappfutterale nach einander plötzlich (mit Knall) öffnet; mit Geräuschen ersterer Art kann man Musik machen (Holz- und Strohinstrument). Viele Geräusche haben vokalartigen Charakter, der sich in ihrer Benennung ausspricht (Knattern, Knittern, Klirren, Schmettern, Donnern, Summen); für andere ist der gröbere zeitliche Verlauf charakteristisch, z. B. für den Knall rasche Intensitätsabnahme, für die R-Laute langsame Intermission. Zur feineren Unterscheidung für Geräusche werden vermuthlich dieselben Mittel dienen wie für die der Klänge; gröbere Eigenschaften, z. B. die letzterwähnten, könnten wohl auch mit den elementarsten Hörapparaten durch den Zeitsinn wahrgenommen werden.

4. Die Erscheinungen bei gleichzeitigem Erklingen mehrerer Töne.

Aus einem Gemisch zahlreicher Töne, Klänge und Geräusche können einzelne Bestandtheile herausgehört werden. So versteht man selbst im grössten Strassenlärm die Stimme eines Sprechenden, kann einzelne Instrumente einer Orchestermusik verfolgen, und einzelne Partialtöne eines Klanges heraushören, besonders wenn man sie sich vorher am Klavier angegeben hat. Dies Heraushören ist sehr bemerkenswerth, da alle gleichzeitigen Schallbestandtheile gemischt, d. h. in ihren Ordinaten algebraisch zusammengesetzt, schon in der Luft zugeführt werden, und das Trommelfell nur der gemischten Schwingung folgen kann.

Werden zwei in der Höhe nicht sehr verschiedene Töne gleichzeitig angegeben, so dass die Schwingungen abwechselnd mit Berg und Berg, und mit Berg und Thal coincidiren, so entsteht eine periodisch

an- und abschwellende Gehörempfindung: die Schwebungen oder Stösse. Ihre Zahl in der Sekunde ist $m-n$, wenn m und n die Schwingungszahlen beider Töne.

Schwebungen entstehen auch dann, wenn jeder Ton nur auf Ein Ohr wirkt (DOVE u. A.). Einige erklären dies aus cerebraler Interferenz beider Acusticus-Erregungen (SCRIPTURE, WUNDT, EWALD), was jedoch voraussetzen würde, dass die Erregung einer Hörnervenfaser im Tempo des Schalles selbst erfolgt, eine Vorstellung, welche sehr grosse Schwierigkeiten hat. Viel wahrscheinlicher ist es, dass der Schall, welcher auf ein Ohr wirkt, auch dem anderen durch Knochenleitung zugeführt wird (SCHÄFER, BERNSTEIN u. A.).

Liegen die Töne weiter von einander ab, so dass die Frequenz $m-n$ gross genug ist, um selber als Ton wahrgenommen zu werden, so entsteht neben beiden primären Tönen ein dritter Ton von der Schwingungszahl $m-n$, der TARTINI'sche oder SORGE'sche Ton. Sind die primären Töne sehr kräftig, so soll ausserdem ein Ton von der Schwingungszahl $m+n$ auftreten, der Summationston (HELMHOLTZ). Ueber die Theorie dieser Töne s. sub 5.

Das genauere Gesetz der resultirenden Töne ist nach R. KÖNIG folgendes: Beim Zusammenklingen der Töne m und n hört man nicht immer Schwebungen oder einen Ton von der Frequenz $m-n$, sondern allgemein, wenn hn und $(h+1)n$ diejenigen beiden Vielfachen von n sind, zwischen welchen m liegt, so hört man Schwebungen von der Frequenz $q=(h+1)n-m$, d. h. es ist so als wenn der tiefere Ton (n) Obertöne hätte, und der höhere mit den beiden ihm zunächst liegenden dieser Obertöne schwebte; sind diese beiden Schwebungsfrequenzen sehr verschieden, so hört man nur die langsamere Schwebung, d. h. diejenige mit dem nächstliegenden (scheinbaren) Oberton; es wird dies der Fall sein, wenn $m-hn$ von $^1/_2 n$ sehr verschieden ist. Ist $m-n < {}^1/_2 n$, d. h. $n > {}^2/_3 m$, also die primären Töne weniger als um eine Quinte verschieden, so erhält man nur den TARTINI'schen Ton. Diese Gesetze lassen sich theoretisch aus den Koincidenzen herleiten (RADAU, VOIGT).

Schwebungsfrequenzen über 32 p. sek. geben zu Tönen Veranlassung („Schwebungstöne" oder „Stosstöne", KÖNIG). Daneben hört man aber immer noch die Stösse selbst, bis zu mehr als 100 p. sek. Die Schwebungstöne können unter einander wieder Schwebungen und Schwebungstöne geben („sekundäre Schwebungstöne", KÖNIG), auch mit wirklichen Tönen schweben, was zu ihrer Erkennung benutzt werden kann.

Bei zwei primären Klängen können auch die Obertöne zu Schwebungstönen Veranlassung geben. Hierdurch können unter Umständen auch Summationstöne der primären Grundtöne zu Stande kommen. Zwei Obertöne gleicher, z. B. $x$ter Ordnung werden einen Summationston geben, wenn $mx-nx=m+n$, d. h. wenn $x=(m+n)/(m-n)$ und dieser Werth eine ganze Zahl ist; z. B. geben, wenn $m:n=3:2$, die dritten Partialtöne als Schwebungston den Summationston; ist dagegen $m:n=8:5$, so giebt die Schwebung zwischen dem 6. Partialton von m und dem 7. von n den Summationston (KÖNIG).

Auch durch Interferenz von direktem und reflektirtem Schall können bei Aenderungen der Tonhöhe besondere Töne entstehen (Variationstöne, DWORAK).

5. Zur Theorie der Ton- und Klangwahrnehmung.

Die scheinbar einfachste Annahme, dass der Hörnerv durch jeden Ton, Klang etc. in besonderer Weise erregt werde, widerspricht dem Prinzip der spezifischen Energie, welches vielmehr erfordern würde, dass jede Qualität des Schalles eine besondere Acusticusfaser erregt, wozu eine unendliche Zahl der letzteren vorhanden sein müsste.

Indess kann wie schon erwähnt die Unterscheidung der Klänge und Geräusche möglicherweise auf ein Heraushören ihrer tonartigen Komponenten zurückgeführt werden; dann würden also nur so viel Acusticusfasern vorhanden sein müssen, als Tonhöhen unterscheidbar sind, was der Anatomie nicht widersprechen würde. Jenes Heraushören findet in der That statt; um Partialtöne eines Klanges zu hören, genügt die Aufmerksamkeit (vgl. p. 513). Auch das schon erwähnte Verfolgen einzelner Instrumente im Konzert u. dgl. kann nur auf getrennter Wahrnehmung der tonartigen Bestandtheile beruhen (Helmholtz).

Ferner spricht für diese Theorie das Vorkommen von Basstaubheit und von Taubheit für die höchsten Töne. In manchen solchen Fällen ist durch die Sektion eine Läsion der Schnecke, und zwar bei Basstaubheit eine solche ihrer Spitze, beobachtet (Moos), und andererseits sollen partielle Exstirpationen beim Hunde ergeben, dass die Organe für die höchsten Töne in der ersten Windung liegen (Baginsky). Die Schnecke würde hiernach das Organ für Unterscheidung von Tonhöhen sein (Duverney, Boerhave, Helmholtz), wie auch ihr ausschliessliches Vorkommen bei den höchsten Thierklassen für eine besonders hohe akustische Funktion spricht.

Um weiter zu erklären, wieso jeder Ton eine besondere Acusticusfaser erregt, hat Helmholtz die sinnreiche Annahme gemacht, dass das Ohr, und zwar die Schnecke, ein System von Resonatoren enthält, deren jeder auf einen besonderen Ton abgestimmt, und mit einer besonderen Acusticusfaser verbunden ist. Diese Annahme würde zugleich auf die einfachste Weise erklären, wie der Schall in seine tonartigen Komponenten zerlegt und diese gesondert wahrgenommen, also die Klangfarbe, der Geräuschcharakter unterschieden wird.

Der Bau der Schnecke begünstigt diese Hypothese. Anfangs wurden die Corti-schen Bögen (p. 505), deren Dimensionen regelmässig abgestuft sind, als die gesuchten Resonatoren betrachtet (Helmholtz). Da ihre Zahl gegen 3000 ist (Kölliker), so würden für die 7 Oktaven des musikalischen Bereichs über 400 auf jede Oktave, also über 33 auf jeden halben Ton kommen; wenn bei geübten Musikern 128 verschiedene Höhenempfindungen im Bereich eines ganzen Tonintervalls möglich sind (p. 512), so müsste angenommen werden, dass auch zwischen je zwei Resonatoren noch eine

Tonstufe wegen gleich starker Erregung beider möglich ist. Noch leichter wird die Theorie durchführbar, wenn man annimmt (HENSEN, HELMHOLTZ), dass die Membrana basilaris, welche von der Basis zur Spitze der Schnecke immer schmaler wird, in radiärer Richtung viel stärker gespannt ist, als in longitudinaler: eine solche Membran verhält sich wie ein kontinuirliches System radialer Saiten. Aber unverständlich bleibt es, dass so kurze Saiten (die längsten Radien messen etwa 0,5, die kürzesten 0,05 mm), so tiefe Eigentöne haben sollten, wie dem musikalischen Bereich entsprechen. Hierzu müsste, selbst bei Berücksichtigung der Belastung durch die Endolymphe, eine so verschwindend kleine Spannung angenommen werden, dass eine Schwingungsfähigkeit kaum denkbar ist. Diese Schwierigkeit kann beseitigt werden, wenn man sich die Resonatoren nicht als elastische, sondern als nervöse Gebilde von bestimmten Eigenschaften vorstellt (HERMANN).

Die Theorie der Resonatoren ergiebt, dass sie bei Erregung durch einen Ton gleichzeitig in der Periode desselben und derjenigen ihres Eigentones schwingen. Bei gedämpften Resonatoren hört die Eigenschwingung schnell auf, so dass nur diejenige nach dem einwirkenden Tone in Betracht kommt. Dieselbe ist cet. par. um so schwächer, je entfernter der Ton vom Eigenton ist. Ferner wird der Einfluss dieser Entfernung um so geringer, d. h. der Bereich des Mitschwingens um so grösser, je grösser die Dämpfung ist. Der Dämpfungsgrad der etwaigen Resonatoren im Ohre lässt sich aus der Thatsache entnehmen, dass ein Triller von 10 Tonschlägen p. sek. in allen Tonlagen bis zum *A* (110 Schw.) herab ohne Vermischung beider Töne gehört wird, woraus man schliessen kann, dass jeder der beiden Resonatoren, wenn der Ton wiederkehrt, d. h. nach $^1/_5$ sek. schon wesentlich verklungen, also etwa auf $^1/_{10}$ der ursprünglichen Intensität herabgegangen, mithin stark gedämpft ist. Dem angegebenen Dämpfungsgrad würde ein Mitschwingungsbereich von etwa $^1/_2$ Ton entsprechen, d. h. der Resonator *A* wird durch die Töne *As* und *Ais* noch mit $^1/_{10}$ derjenigen Intensität erregt werden wie durch seinen Eigenton. Die geringste anzunehmende Zahl von Resonatoren würde also den halben Tönen entsprechen (HELMHOLTZ).

Entscheidend für die Zulässigkeit der Resonatorentheorie würde es sein, ob die Klangfarbe ausser vom Intensitätsverhältniss auch vom Phasenverhältniss der Partialtöne abhängt oder nicht. Die Zusammensetzung zweier Töne liefert bei jedem anderen Phasenverhältniss auch eine andere resultirende Kurve; sehr einfach wird dies durch Fig. 103 erläutert, welche oben zwei Tonschwingungen, unten deren Kombination zeigt. Da das Phasenverhältniss sich wegen der Verschiebung der Partialschwingungen gegen einander periodisch ändert, ändert sich auch die resultirende Kurve. Die Resonatorentheorie verlangt, dass das Phasenverhältniss ohne Einfluss auf das Gehörte ist, da ja das Ohr

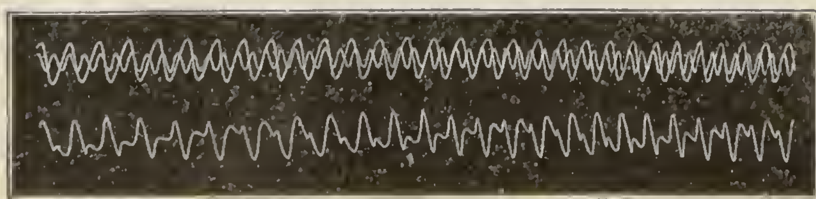


Fig. 103.

die kombinirte Schwingung in ihre Bestandtheile auflösen und jeden derselben wie einen besonderen Ton wahrnehmen soll.

In Versuchen mit dem p. 356 f. erwähnten Vokalapparat, an welchem man die Phasen der einzelnen Stimmgabeln etwas ändern kann, hat in der That diese Veränderung auf die Klangfarbe des Vokals keinen Einfluss (Helmholtz). Schärfer lässt sich die Einflusslosigkeit der Phasen mit dem Edison'schen Phonographen nachweisen (Hermann): beim verkehrten Drehen des Cylinders ändert sich die Klangfarbe nicht, obwohl damit eine gänzliche Aenderung der Phasenverhältnisse verbunden ist. Auch geben Vokalkurven an der König'schen Wellensirene (s. unten) gleichen Klang, welches auch die Drehrichtung sei. Ebensowenig hat es Einfluss, ob am Phonographen vermöge der Verbindung zwischen Platte N und Läufer L (p. 351) die erstere bei den Vertiefungen sich hebt oder senkt, obwohl auch dies die Phasenverhältnisse beeinflusst. Versuche an der Wellensirene mit Kurven, welche aus in der Phase verschobenen Sinuskurven zusammengesetzt sind, sprechen zwar scheinbar für einen Einfluss der Phasen (König), lassen sich aber aus Nebenwirkungen der Sirene erklären (Hermann).

Das Prinzip der mehrfach erwähnten Wellensirene besteht darin, dass eine in Blech ausgeschnittene Ton- oder Klangkurve mit grosser Geschwindigkeit an einer Spalte vorübergeführt wird, welche zur Abscissenaxe der Kurve senkrecht steht. Wird durch die Spalte Luft geblasen, so ändert sich, da der freigegebene Theil der Spalte mit den Ordinaten der Kurve wechselt, die Stärke des Luftstromes nach dem Gesetze der Kurve, und es entsteht der der letzteren entsprechende Klang.

Eine Schwierigkeit für die Resonatorentheorie bilden aber die oben besprochenen Schwebungstöne. Dieselben sind rein subjektiv und erregen niemals einen Resonator (König); ihre Hörbarkeit erscheint also mit der Theorie unvereinbar. Ein Gemisch zweier einfacher Töne ergiebt durch Zerlegung immer nur diese, kann also keinen dritten, dem Schwebungston entsprechenden Resonator in Schwingung versetzen. Diese Schwierigkeit schien beseitigt werden zu können durch den mathematischen Nachweis, dass zwei Töne von den Schwingungszahlen m und n, wenn sie auf einen Körper von unsymmetrischer Elastizität so stark einwirken, dass das Gesetz der ungestörten Superposition (algebraischen Summation) der Schwingungen nicht mehr gilt, an diesem Körper objektive Schwingungen von den Frequenzen $m-n$ und $m+n$ kervorbringen können, welche man Kombinationstöne nannte, und zwar Differenz- und Summationston (Helmholtz). Der asymmetrisch elastische Körper wurde im Trommelfell, auch im Hammer-Ambossgelenk (p. 498) erblickt. Die Tartini'schen Töne sollten Differenztöne sein, also Schwebungstöne gar nicht existiren. Allein diese Aufstellung erscheint schon deshalb unhaltbar, weil die resultirenden Töne in vielen Fällen ganz verschieden sind von den Differenz- und

Summationstönen (p. 514). Ausserdem bestehen folgende Einwände (HERMANN): 1) die mathematisch abgeleiteten Kombinationstöne sind verschwindend schwach gegen die primären Töne, während die wirklichen von annähernd gleicher Ordnung mit letzteren sind; 2) auch ganz schwache Töne, z. B. von verklingenden Stimmgabeln, geben TARTINI'sche Töne, so dass von Nichtgültigkeit der linearen Superposition nicht die Rede sein kann; 3) das Trommelfell ist für das Hören der TARTINI'schen Töne nicht wesentlich; man hört sie auch mit verstopften Gehörgängen, durch Knochenleitung, und mit defekten Trommelfällen (DENNERT, HERMANN).

Wenn demnach die TARTINI'schen Töne als Schwebungstöne zu betrachten sind (TH. YOUNG), so muss dem Ohre die Eigenschaft zugeschrieben werden, jede Periodizität als Ton wahrzunehmen (KÖNIG). So vereinigen sich nicht nur Schwebungen und mechanische Stösse (Zahnräder gegen Papier) zum Tone, sondern auch periodische Unterbrechungen eines Tones (Intermittenztöne, p. 512). Auch Kurven, welche periodische Maxima der Amplituden haben, z. B. Schwebungskurven, geben an der Wellensirene den entsprechenden Ton. So ist auch in den Vokalklängen die gehörte Note der Stimmton, obgleich er als Partialton verschwindend schwach ist (vgl. p. 353); er entspricht eben der Periode der Amplitudenmaxima (HERMANN).

Die HELMHOLTZ'sche Theorie betrachtete nur die Schwebungen als subjektiv und erklärte sie aus periodischer Erregung eines zwischen beiden Tönen liegenden und von ihnen gemeinsam erregten Resonators.

Die Wahrnehmbarkeit von Perioden, welche nicht auf die Resonatoren wirken können, kann durch die Hypothese erklärt werden, dass zwischen den Resonatoren und den Acusticusfasern Zellen eingeschaltet sind, welche durch die Periodik des Resonators erregt werden. Sind diese Zellen („Zählzellen") auch unter einander verbunden, so können sie auch durch periodische Erregung eines tieferen Resonators erregt werden, sobald diese Periodik mit ihrer Eigenperiode übereinstimmt (HERMANN). Bei der Interferenz zweier Töne m und n entstehen Oscillationen, deren Schwingungszahl das arithmetische Mittel $\frac{1}{2}(m+n)$ beträgt („Mitteltöne") und welche in jeder Gesammtperiode ihre Phase umkehren; diese Töne sind anscheinend hörbar, wie auch an Zahnrädern, deren Zähne periodisch um eine halbe Zahnbreite versetzt sind, der Zahnton hörbar ist; der TARTINI'sche Ton könnte der Intermittenzton dieses Mitteltones sein (HERMANN). Die Ohrresonatoren müssten dann schon durch je 3—4 Impulse erregbar sein (vgl. p. 511).

6. Die Konsonanz und die Dissonanz.

Mehrere gleichzeitige Töne geben je nach dem Verhältniss ihrer Schwingungszahlen einen konsonanten (wohlgefälligen) oder dissonanten Zusammenklang. Das Oktavenverhältniss (1 : 2) und die Duo-

dezime (1 : 3) bilden die vollkommenste Konsonanz; dann folgen in der Richtung zur Dissonanz: Quint (2 : 3), Quart (3 : 4), grosse Sext (3 : 5), grosse Terz (4 : 5), kleine Sext (5 : 8), kleine Terz (5 : 6) u. s. w. Diese Erscheinung lässt sich durch die Annahme erklären, dass die Dissonanz auf den durch sie bedingten Schwebungen der Töne oder Obertöne beruhe, welche bei einer gewissen Frequenz (etwa 33 per sek.) einen ähnlich unangenehmen Eindruck auf das Ohr machen, wie das Flackern eines Lichtes auf das Auge (Helmholtz).

Um das Gesagte zu erläutern, stellt Fig. 104 die Schwingungszahlen der 8 ersten Partialtöne für die Tonleiter innerhalb einer Oktave dar; sollten sich alle Bedingungen der Dissonanz ergeben, so müsste die Figur auch die Schwebungstöne darstellen, welche hier nicht berücksichtigt sind. Die Punkte haben einen der Schwingungszahl entsprechenden Horizontalabstand. Man erkennt, dass einzelne

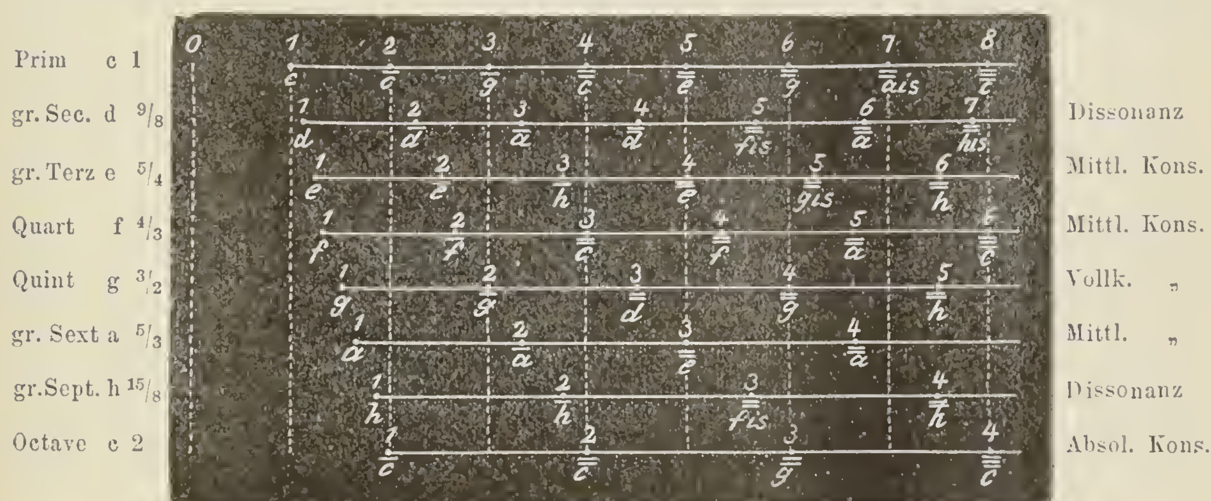


Fig. 104.

Partialtöne um so näher an solche der Prim heranrücken, je komplizirter das Intervall-Verhältniss. Die Zahl von 33 Schwebungen würde beim Grundklang *c* 128 schon durch die grosse Terz, beim Grundklang *c* 256 erst durch die grosse Sekunde und grosse Septime erreicht. Je tiefer das Intervall liegt, um so leichter wird es dissonant. Absolute Konsonanz besitzen nur Oktave, Duodecime, zweite Oktave etc. bei welchen nur Partialtöne der Prim sich wiederholen.

Ist n die Schwingungszahl des tieferen und m die des höheren Grundtons und reduzirt man den unächten Bruch m/n auf die kleinsten ganzen Zahlen m_1/n_1, so ist die kleinste Schwebungszahl $= n_1/n$, also um so kleiner, je kleiner n (je tiefer das Intervall) und je grösser n_1 (je inkommensurabler das Intervallverhältniss).

Für die angeführte Theorie spricht, dass der Zusammenklang reiner Töne von dissonanten Intervallen (z. B. 6 : 7; 15 : 19; 11 : 13) nicht dissonant klingt, wenn sie so hoch liegen, dass keine Schwebungen merklich werden (Preyer).

Auf der Konsonanzlehre beruht die Theorie der Harmonie, der Akkordarten etc., auf welche hier nicht eingegangen werden kann. Aber auch für die Melodie, d. h. die Aufeinanderfolge der Klänge, ist das Verhältniss der Partialtöne von Bedeutung; folgt auf einen Klang die

Oktave, so wird die Aufmerksamkeit nicht durch neue Töne gefesselt, wohl aber bei Quint, Quart etc.

7. Das An- und Verklingen und die Ermüdung des Ohres.

Ein Schall, welcher dem Ohre nur sehr kurze Zeit durch einen Schlauch zugeleitet wird, wird nicht wahrgenommen; die Schallempfindung tritt also nicht augenblicklich ein, sondern erfordert eine Zeit, welche mit der Schwäche der Töne zunimmt und bei den schwächsten 1—2 Sekunden betragen kann (Urbantschitsch). Diese Zeit des Anklingens ist nicht zu verwechseln mit der zur Erkennung der Tonhöhe nöthigen (p. 511). Andererseits klingt die Schallempfindung nicht augenblicklich mit dem objektiven Schall ab, sondern überdauert denselben eine kurze Zeit (Helmholtz u. A.), so dass man z. B. bei kurzem Intervall zweier Töne keine Pause hört. Die Zeit des Abklingens beträgt

für tiefe Töne	(c^1)	0,0395	sek.	(A. M. Meyer, neuere Versuche 0,0209)
„ hohe „	(c^5)	0,0055	„	„ „ „ 0,0008)
„ Geräusche		0,016	„	(Mach)
„ „		0,002	„	(Exner).

Das Nachtönen kann ebenso gut auf unvollkommener Dämpfung der schwingenden Theile im Ohre wie auf Persistenz der nervösen Erregung beruhen. Das Nachtönen bewirkt bei schnell auf einander folgenden Tönen (wie sie entstehen, wenn man den Abstand der Zähne am Savart'schen Rade von Strecke zu Strecke wechseln lässt) eine Mischung derselben in Form eines Geräusches, analog der Farbenmischung auf dem Farbenkreisel. Sehr lang anhaltende Nachtöne, z. B. das in den Ohren Klingen eines Tones oder gar eines Musikstücks lange nach dem Aufhören gehören zu den psychischen Erscheinungen; ebenso andere Gehörhallucinationen.

Bei anhaltender Einwirkung eines Tones nimmt der Eindruck bald an Intensität ab, oder schwindet ganz, offenbar durch Ermüdung des Hörnerven oder seiner Centralorgane. Hält man z. B. vor beide Ohren zwei gleich tönende Stimmgabeln, und dreht die eine so um ihre Axe, dass der Ton durch Interferenz beider Zinken abwechselnd verschwindet und wieder auftritt, so hört man nicht etwa die andere kontinuirlich, sondern beide tönen abwechselnd, die nicht gedrehte nur während die andere nicht gehört werden kann (Dove). Der kontinuirliche Ton wirkt also schwächer als der eben wiedererscheinende. Ferner wird ein hoher kontinuirlicher Pfeifenton bald unhörbar, aber nach kurzem Pausiren sogleich wieder hörbar (Rayleigh). Eine Stimmgabel, welche vor dem Ohr, auf das sie wirkte, nicht mehr gehört wird, kann am anderen

unermüdeten Ohr noch gehört werden; erst nach 5—6 Sekunden hören beide Ohren den Ton wieder gleich gut; ein neuer Ton von anderer Höhe wird vom ermüdeten Ohr so gut gehört wie vom anderen, die Ermüdung erstreckt sich also nur auf die gehörte Tonhöhe und dauert mehrere Sekunden (Urbantschitsch).

Auf Ermüdung für die Obertöne beruht auch die Erscheinung, dass ein Klang leerer erscheint, wenn unmittelbar vorher Obertöne desselben stark angegeben worden sind (J. J. Müller). Die Angabe, dass ein Stimmgabelton beim Ausklingen höher erscheint (Burton), kann ich nicht bestätigen.

8. Subjektive und entotische Gehörempfindungen.

Subjektive Gehörempfindungen nennt man solche, welche nicht auf wirklichen Schallschwingungen beruhen. Hierher wird das Ohrenklingen und Ohrensausen gerechnet, Töne und Geräusche, welche nach Einigen von Erregungen des Hörnerven durch unbekannte Einflüsse, namentlich bei krankhaft erhöhter Erregbarkeit, herrühren sollen; eine andere Auffassung s. unten. Die zuweilen beobachteten subjektiven musikalischen Töne sind höchstwahrscheinlich durch abnorme Erregung einzelner Acusticusfasern zu erklären, da in den betreffenden Fällen zugleich Hyperästhesie gegen die entsprechenden objektiven Töne vorhanden war (Moos, Czerni u. A.).

Von den subjektiven Gehörempfindungen sind die entotischen zu unterscheiden, objektive Wahrnehmungen, deren Ursache jedoch im Gehörorgan selbst liegt. Hierher gehören: 1. Brausende Geräusche, hervorgebracht durch Schwingungen der Luft im äusseren Gehörgang oder in der Paukenhöhle, wenn diese von der äusseren Atmosphäre abgesperrt sind (ersterer durch vorgehaltene oder eingesteckte verschliessende Körper, durch Ohrenschmalz u. s. w., letztere durch Verschliessung der Tuba Eustachii); jene erscheinen besonders stark, wenn die Luft in einem an den Gehörgang als dessen Verlängerung angesetzten hohlen Körper, z. B. einer Röhre, mitschwingt. Sie rühren unzweifelhaft davon her, dass man jetzt besser durch Knochenleitung hört und daher die Muskelgeräusche, namentlich des Kopfes, die Reibungsgeräusche des Blutes in den Kopfgefässen etc. wahrnimmt. 2. Das p. 501 erwähnte knackende Geräusch. 3. Klopfende Geräusche, hervorgebracht durch das Pulsiren der Arterien im Gehörgang, oder das fortgeleitete fernerliegender Arterien, besonders wenn man mit dem Ohre auf einem harten Körper liegt. 4. Reibungsgeräusche, durch die Bluteirkulation. 5. Muskelgeräusche etc. 6. Möglicherweise das Ohrenklingen (s. oben); seine Note wird zu h^3 bis c^4 angegeben, was zum Eigenton des Gehörorgans stimmen soll (Lucae).

9. Das Hören mit beiden Ohren und die Lokalisation des Schalles.

Der Nutzen zweier Ohren liegt nicht allein in der grösseren Sicherung gegen völlige Taubheit und in gegenseitiger Ergänzung im Falle einseitiger Mängel, sondern auch in dem stärkeren Eindrucke diotischer Erregungen (Thompson u. A.), und ganz besonders in der Beihilfe zu

der, übrigens stets unsicheren, Beurtheilung der Richtung des Schalls, da meist das eine Ohr stärker getroffen wird. Ob eine unmittelbarere Richtungsempfindung, vielleicht durch die Orientirung der Bogengänge, stattfindet, ist nicht bekannt; vorn und hinten wird sehr leicht verwechselt (v. KRIES). Es liegt in der Natur der Schallausbreitung, dass sie höchstens im freien Raum eine genaue Lokalisation zulässt. Schall, welcher nicht durch das Trommelfell, sondern durch Knochenleitung zugeführt wird (z. B. unter Wasser bei luftfreien Gehörgängen), wird überhaupt nicht nach aussen projizirt, sondern erscheint im Kopfe (E. H. WEBER). Die Entfernung der Schallquelle wird nur indirekt (nach der scheinbaren Stärke bei bekannter absoluter) beurtheilt; daher die bekannte Art, herannahende und abziehende Musik auf dem Theater darzustellen.

Die reflektirenden Flächen beider Ohrmuscheln lassen sich auf zwei sich vorn schneidende Ebenen reduziren, und somit sind vier Schallquellenlagen unterscheidbar: Schall im vorderen Winkel trifft direkt beide Ohren, in den seitlichen nur Eines und im hinteren keines (STEINHAUSER, S. P. THOMPSON).

Ein Schall, welcher beide Ohren ungleich stark trifft, wird im Allgemeinen auf die Seite des stärker getroffenen verlegt, wie der p. 520 angeführte DOVE'sche Versuch zeigt; so wird auch wenn ein Ohr hyperästhetisch ist, der Schall in dieses verlegt (W. v. BEZOLD). Auch auf den Schädel gesetzte Stimmgabeln scheinen im näheren Ohr zu tönen; jedoch ist die Lokalisationsgrenze beider Ohren nicht genau median (URBANTSCHITSCH). Bei genau gleich starker Erregung beider Ohren durch zwei Telephone soll das Geräusch in der Medianebene seinen scheinbaren Sitz haben (TARCHANOFF), ebenso bei zwei unisonen Stimmgabeln (SCHÄFER). Einen sehr merkwürdigen und unerklärten Einfluss soll die Phase haben; bei gleich starker Erregung beider Ohren, aber mit entgegengesetzter Schwingungsphase (z. B. in den negativen Schwebungsphasen zweier fast unisoner Gabeln, oder bei zwei Telephonen mit entgegengesetzter Stromphase) soll der Schall jedesmal in den Hinterkopf verlegt erscheinen (THOMPSON).

Ueber die nervösen Beziehungen beider Ohren ist wenig Sicheres bekannt. Ein Ton klingt stärker, wenn er beiden Ohren gleichzeitig zugeleitet wird, aber das Hören eines Ohres wird auch verstärkt, wenn das andere überhaupt durch irgend einen Schall gleichzeitig erregt wird (LE ROUX, URBANTSCHITSCH). Ueber diotische Schwebungen s. p. 514. Meist empfinden beide Ohren den gleichen Ton ungleich hoch (FESSEL, FECHNER), und pathologisch kann der Unterschied, welcher auf Verstimmung der Resonatoren zurückgeführt wird, vorübergehend sehr gross sein (v. WITTICH, BURNETT).

VI. Die Schutzorgane des Ohres.

In gewissem Sinne kann die Ohrmuschel, namentlich bei Thieren, wo sie äusserlich beweglich ist, als Schutzorgan für das Ohr betrachtet werden, da die Vorlagerung von Vorsprüngen (z. B. des Tragus beim Menschen) das Eindringen von Staub und kalter Luft in das Ohr erschwert. Fernere Schutzorgane des Ohres

sind die steifen borstenähnlichen Haare (Vibrissae) des äusseren Gehörgangs und die Ohrenschmalzdrüsen, deren Sekret die Wand des Gehörgangs schlüpfrig erhält. Die Bedeutung des Ohrenschmalzes ist unklar; bei Mangel desselben tritt Schwerhörigkeit und Brausen auf, ohne bekannte Ursache. — Das innere Ohr ist durch seine Lage im Innern des Felsenbeins vollkommen vor jedem Eingriff geschützt.

E. Der Gesichtssinn.

Geschichtliches (hauptsächlich nach Helmholtz, physiol. Optik). Die Dioptrik des Auges wurde zuerst von Kepler 1602 in ihren Grundzügen erkannt und dargestellt, nachdem schon Porta, der Erfinder der Camera obscura, das Auge mit letzterer verglichen hatte. Der Jesuitenpater Scheiner (1609) stellte das verkehrte Netzhautbild an Thieraugen und 1625 auch am menschlichen Auge durch Bloslegung der Netzhaut von hinten dar, und erfand den nach ihm benannten Versuch über Zerstreuungsbilder. Huyghens konstruirte 1695 ein künstliches Auge und demonstrirte an demselben die Wirkung der Brillengläser. Die Berechnung und experimentelle Bestimmung der Kardinalpunkte erfolgte, besonders nachdem Gauss 1841 die Theorie derselben begründet hatte, hauptsächlich durch Volkmann 1836 und 1846, Moser 1844 und Listing 1845. Helmholtz gab diesen Bestimmungen durch die Erfindung des Ophthalmometers 1855 eine festere Grundlage und gab der Dioptrik des Auges durch seine 1856—66 erschienene physiologische Optik einen Abschluss. Den Astigmatismus bemerkte zuerst Young 1801, als allgemeineres Vorkommniss aber erst Donders und Knapp 1861. Die Dioptrik schief einfallender Strahlenbündel wurde erst 1874 in Angriff genommen. Die Lehre von der Reflexion im Auge und dem Augenleuchten wurde, nachdem Mariotte 1668, Prevost und Gruithuisen 1810 gezeigt hatten, dass das Leuchten der Augen nur von reflektirtem Licht herrührt, durch Cumming 1846 und Brücke 1847 begründet und durch Helmholtz's Erfindung des Augenspiegels 1851 zum Abschluss gebracht.

Die Nothwendigkeit einer Akkommodation erkannte schon Kepler 1604, welcher auch die seit Anfang des 14. Jahrhunderts bekannte Wirkung der Brillengläser richtig erklärte. Scheiner bemerkte 1619 die mit der Akkommodation verbundene Pupillenverengerung. Der eigentliche Mechanismus wurde aber erst in den letzten Jahrzehnten nach Ueberwindung zahlreicher irriger Ansichten aufgeklärt: die schon seit Descartes (1637) vielfach behauptete Formveränderung der Linse konnte Th. Young 1801 an sich selbst durch einen sinnreichen Versuch nachweisen; objektiv aber wurde sie erst durch die Spiegelbildchen 1849 von M. Langenbeck und 1851 bis 53 von Cramer und Helmholtz nachgewiesen. Als Motor für die Akkommodation wurde der von Brücke 1846 nachgewiesene Ciliarmuskel erkannt, für dessen Wirkungsweise Helmholtz 1856 die jetzt herrschende Hypothese aufstellte und dessen Innervation Hensen & Völckers 1868 ermittelten.

Den Nachweis, dass es nur eine positive Akkommodation giebt, und eine elegante numerische Bezeichnung der Akkommodationsgrösse verdankt man Donders.

Die Zurückführung des Sehaktes auf eine Reizung der Netzhaut durch das Licht wurde, obgleich das Sehen schon von den Alten vielfach diskutirt wurde, hauptsächlich durch Haller's Irritabilitätslehre (vgl. p. 264) und durch die Erfahrungen über Druckphosphene und elektrische Lichtempfindungen (Pfaff, Ritter, Volta 1794

bis 1805, Purkinje 1819—1825), sowie durch J. Müller's Lehre von den spezifischen Energien (1826) angebahnt. Die Erkennung der lichtempfindlichen Schicht wurde, nachdem Mariotte schon 1668 den blinden Fleck entdeckt hatte, hauptsächlich durch H. Müller's Untersuchungen über die Netzhautstruktur 1855 begründet; schon 1851 hatte Helmholtz die Stäbchen- und Zapfenschicht durch Exklusion als den Ort der Erregung bezeichnet. Das Verständniss des Sehaktes wurde namentlich gefördert durch Volkmann's Vergleichungen zwischen der Grösse der Empfindungskreise und der Netzhautelemente (1863), durch Aubert's & Förster's Gesichtsfeldmessungen (1857), durch M. Schultze's vergleichende Beobachtungen der Netzhautelemente 1866, durch Boll's Entdeckung des Sehpurpurs 1876 und durch die Entdeckung der Aktionsströme der Netzhaut (Holmgren 1871, Dewar & M'Kendrick 1874, Kühne & Steiner 1880).

Die Lehre vom Farbensehen datirt von Newton's Entdeckung der verschiedenen Brechbarkeit der Farben und der Zusammensetzung des weissen Lichtes 1657. Nachdem Huyghens 1690 die Undulationstheorie aufgestellt hatte, erkannte Euler 1746, dass der Unterschied der Farben auf der Verschiedenheit der Schwingungsdauer und Wellenlänge beruht. Die Lehre von der Farbenmischung und den Grundfarben, welche auf den Erfahrungen der Maler beruht, wurde besonders durch Grassmann, Maxwell und Helmholtz 1852—56 wissenschaftlich begründet, und die von Young 1807 aufgestellte Theorie der Farbenempfindung, besonders durch Helmholtz, mit dem Prinzip der spezifischen Energie in Verbindung gebracht. Eine andere Theorie des Farbensehens wurde 1872 von Ewald Hering aufgestellt.

Die positiven und negativen Nachbilder wurden 1634 von Peiresc beschrieben. Newton berechnete aus ihnen die Dauer des Lichteindrucks. Der Farbenkreisel wird von Musschenbroek 1760 erwähnt, die stroboskopische Scheibe wurde von Plateau und von Stampfer 1832 erfunden. Die Kontrasterscheinungen erwähnt Leonardo da Vinci († 1519), die farbigen Schatten Otto v. Guericke 1672, Buffon 1743 u. A. Die Irradiation, welche von den Alten erwähnt wird, erklärte schon Kepler 1604, in neuerer Zeit namentlich Volkmann, aus mangelhafter Akkommodation, während Descartes (1637) und später Plateau (1838) sie auf nervöse Ausstrahlung zurückzuführen versuchten. Zahlreiche subjektive Gesichtserscheinungen entdeckte Purkinje um 1820.

Die Bewegungen des Augapfels fasste zuerst J. Müller 1826 in der Hauptsache richtig auf; er entdeckte die sog. Raddrehung, war aber hinsichtlich der Lage des Drehpunktes im Irrthum, welche erst Donders & Doijer 1862 richtig bestimmten. Die Gesetze der Augendrehung wurden von Listing, Meissner, Donders und Helmholtz ergründet, und von letzterem 1863 auf das Prinzip der leichtesten Orientirung zurückgeführt.

Die Erklärung des Aufrechtsehens trotz der umgekehrten Netzhautbilder gab schon Kepler mittels des Projektionsgesetzes, welches Volkmann 1836 in die jetzt angenommene Gestalt brachte. Die Entfernungs- und Tiefenwahrnehmung wurde ebenfalls von Kepler ziemlich richtig aufgefasst; genauere Theorien datiren namentlich von der Erfindung des Spiegel-Stereoskops durch Wheatstone 1833 und des Linsenstereoskops durch Brewster 1843 und dem Dove'schen Momentanbeleuchtungsversuch 1841. In den damit innig zusammenhängenden Fragen des binokulären Doppelt- und Einfachsehens, des Horopters und des Wettstreites der Sehfelder stehen sich schon seit Jahrhunderten zwei Anschauungen gegenüber: diejenige der abso-

luten Identitätslehre, welche schon von GALEN vertreten wird, welcher je zwei Sehfasern sich im Chiasma vereinigen lässt, und die Projektionslehre von KEPLER. Die Horopterlehre wurde von AGUILONIUS 1613 begründet und namentlich von J. MÜLLER 1826, PREVOST 1843, HELMHOLTZ 1862, VOLKMANN 1863 und HERING 1863 gefördert. Den stereoskopischen Glanz entdeckte DOVE 1850.

Die Entwickelung der Lehre vom Sehen ist auch für allgemeinere Fragen über die Sinneswahrnehmung, besonders für den Streit zwischen der nativistischen und empiristischen Sinnestheorie, von Bedeutung gewesen. Doch kann auf die Geschichte dieses Streites hier nicht eingegangen werden.

Allgemeines.

Die Perception des Lichtes geschieht durch die in der Netzhaut gelegenen Aufnahmeapparate des Sehnerven. Durch dieselben kann Intensität und Farbe (Wellenlänge) des Lichtes percipirt werden, während für die Schwingungsrichtung (Polarisation) keine unmittelbare Wahrnehmung existirt (vgl. jedoch unten, HAIDINGER'sche Büschel).

Auf den niedersten Thierstufen beschränkt sich wahrscheinlich das Sehvermögen auf die Unterscheidung von Hell und Dunkel und von Farben; bei den höheren Thieren wird jedoch auch der Ort jedes leuchtenden Punktes in seiner Lage zum Auge wahrgenommen, und dadurch die Unterscheidung der verschiedenen neben einander vorhandenen Helligkeiten und Farben, d. h. das Sehen von Gegenständen ermöglicht. Hierzu ist nöthig, dass jeder Punkt der Aussenwelt sein Licht nur auf ein einziges Nervenelement wirken lassen kann; es müssen also zu den Aufnahmeapparaten noch optische Hilfsapparate hinzukommen. Bis jetzt sind zwei Arten solcher bekannt: 1. In den facettirten Augen der Insekten und Krustaceen ist jedes nervöse Element am Grunde eines Krystallkegels angebracht, und alle Krystallkegel sind radial gruppirt und von einander optisch isolirt; jeder lässt also zu seinem Nervenelement nur das in der Richtung zu seiner Axe einfallende Licht zutreten, so dass ein musivisches Sehen zu Stande kommt, welches um so genauer sein muss, je näher die Gegenstände (J. MÜLLER); das so entstehende aufrechte Bild ist mikroskopisch nachweisbar (EXNER). 2. In den refraktorischen Augen der Wirbelthiere, Mollusken etc. wird durch Brechung in einem gemeinsamen dioptrischen Apparat das von einem äusseren Punkte ausgehende Lichtstrahlenbündel in einem bestimmten Netzhautpunkte wieder vereinigt, d. h. ein reelles Bild der Gegenstände erzeugt wie in der Camera obscura (KEPLER, SCHEINER). Nur die refraktorischen Augen wurden hier erörtert.

Dass auch jedes Feld des Insektenauges von entfernteren Gegenständen ein reelles Bildchen liefert, welches man unter dem Mikroskope sehen kann, hat wahr-

scheinlich für das Sehen keine Bedeutung, denn es ist unwahrscheinlich, dass innerhalb einer Abtheilung noch Bilddetails unterschieden werden können, und es wäre schwer begreiflich, wie ein Multiplum von Bildern desselben Objekts zu einer einheitlichen Wahrnehmung führen sollte. Die Entstehung der reellen Bildchen rührt nicht von gekrümmten Endflächen der Krystallkegel her, sondern vermuthlich von konaxialen Verschiedenheiten des Brechungsindex; Gelatinecylinder, welche man in Wasser vom Mantel her quellen lässt, geben trotz ebener Grundfläche bei vertikalem Lichteindruck reelle Bilder (Exner). Für das Sehen sind die Bilder gewiss ebenso gleichgültig, wie die Spiegelbilder der Hornhaut für das Sehen des Menschen.

I. Die Abbildung der Gegenstände im Auge.

1. Die optischen Konstanten des Auges.

a. Die Schematisirung des dioptrischen Apparates.

Die brechenden Medien des Auges sind, der Reihe nach wie sie der einfallende Lichtstrahl durchläuft, folgende: 1. die Kornea, 2. der Humor aqueus, 3. die Linse mit ihrer Kapsel, 4. der Glaskörper. Diesen Medien entsprechen vier trennende oder brechende Flächen: zwischen Luft und Korneasubstanz, zwischen Kornea und Humor aqueus u. s. w. Um nun den Gang eines auffallenden Strahles durch das Auge bis zur Retina zu verfolgen, müssen gegeben sein: 1. die Brechungsindices sämmtlicher Medien, 2. die Gestalten sämmtlicher brechenden Flächen, 3. die Entfernungen der letzteren von einander und von der Projektionsfläche (Retina).

Die Linse ist kein einfaches brechendes Medium; ihre Consistenz und ihr Brechungsvermögen werden von aussen nach innen immer grösser und die Flächen gleichen Brechungsvermögens nehmen nach innen an Krümmung zu. Das Schema Fig. 105, welches den Bau der Linse vereinfacht darstellt, zeigt, dass man dieselbe sich zusammengesetzt denken kann aus einer starken Konvexlinse *c* und zwei Konkavlinsen *a* und *b*. Letztere neutralisiren einen Theil der Wirkung von *c*, und zwar einen um so geringeren Theil, je kleiner ihr Brechungsindex ist. Dadurch, dass *a* und *b* einen kleineren Brechungsindex haben als *c*, ist also die Gesammtwirkung der Linse grösser, als wenn sie denselben Index mit *c* hätten, d. h. die Linse homogen wäre und durchweg das hohe Brechungsvermögen des Kerns hätte. Für die Rechnungen am Auge denkt man sich an die Stelle der Linse eine homogene Linse von gleicher Brennweite und gleicher Gestalt gesetzt; man muss dann derselben einen Brechungsindex ertheilen, den man den

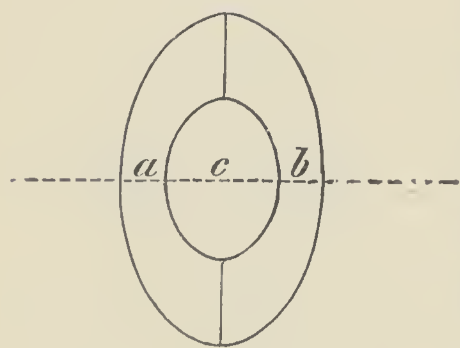


Fig. 105.

Totalindex der Linse nennt, und der nach dem oben Gesagten grösser ist als der stärkste wirkliche Index der Linse (in ihrem Kern). Ueber den Nutzen der Linsenschichtung s. unten bei der Prüfung der Vollkommenheit des dioptrischen Apparates.

Das Problem der optischen Behandlung des Auges vereinfacht sich ferner dadurch bedeutend, dass die Kornea eine parallelwandige Platte ist, welche vorn und hinten an Flüssigkeiten annähernd gleichen Brechungsvermögens grenzt (vorn die bespülende Thränenflüssigkeit, hinten den Humor aqueus); ein solcher Körper kann aber bekanntlich, wie eine beiderseits von Luft begrenzte Glasplatte, eine Fensterscheibe, ein Uhrglas, dem durchgehenden Lichtstrahl keine neue Richtung geben, sondern ihn nur parallel mit sich selbst ein wenig verschieben. Man kann daher die Kornea ganz vernachlässigen, und so rechnen, als wenn der Humor aqueus bis zur vorderen Korneafläche, genauer der vorderen Grenze der Thränenschicht, reichte. Es bleiben demnach für das schematische Auge nur drei brechende Medien übrig, nämlich Humor aqueus, Linse und Glaskörper, somit drei brechende Flächen: vordere Korneafläche, vordere und hintere Linsenfläche. Diese drei Flächen sind annähernd centrirt, d. h. ihre Krümmungsmittelpunkte liegen annähernd in Einer geraden Linie, der optischen Axe des Auges.

b. Die Bestimmungsmethoden für die Konstanten.

Die hauptsächlichsten Methoden zur Bestimmung der optischen Konstanten der Auges sind folgende:

1. Die Brechungsindices. a) Man füllt den Raum zwischen einer Linse und einer Glasplatte mit dem Augenmedium, und bildet so eine Konkav- oder Konvexlinse aus dem letzteren, aus deren Brennweite und Gestalt sich der Index berechnen lässt. b) Man bringt das Medium in dünner Schicht zwischen die Hypotenusenflächen zweier Glasprismen und bestimmt durch Neigung des Systems den Winkel der totalen Reflexion (Abbe). Bei der Krystalllinse ergiebt sich der Totalindex (s. oben), indem man ihre Brennweite, Dicke und Krümmungsradien experimentell bestimmt und hieraus mittels Gleichung 25 (s. unten) den Index der entsprechenden homogenen Linse berechnet.

2. Die Krümmungsradien werden durch die Grösse der Spiegelbilder gemessen; als Objekt dienen zwei Lichtpunkte, deren Entfernung von einander und von der spiegelnden Fläche bekannt ist.

Sind A und B (Fig. 106) die beiden Lichtpunkte (Flämmchen), so liefert z. B. die Hornhautfläche HH als Konvexspiegel die beiden virtuellen Bilder a, b.

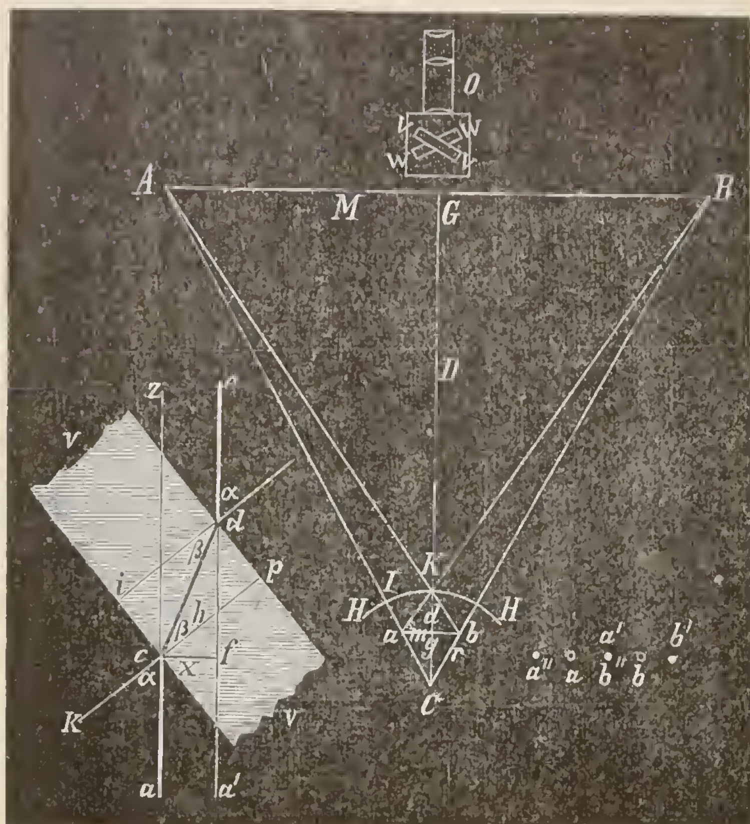


Fig. 106.

Der von A nach K gehende Strahl wird nach B, und der von A nach dem Krümmungsmittelpunkt C gerichtete Strahl AI in sich selbst reflektirt; die reflektirten Strahlen IA und KB scheinen also einem vor HH befindlichen Auge von ihrem gemeinsamen Punkte a auszugehen, d. h. a ist das virtuelle Bild von A, ebenso b das von B. Setzt man $GK = D$, $gK = d$, $AB = M$, $ab = m$ und den Krümmungsradius $CK = r$, so ist wegen der ähnlichen Dreiecke AKB und aKb, ferner ACB und aCb: 1) $M : m = D : d$, 2) $M : m = r + D : r - d$, woraus durch Elimination von d folgt: $r = 2\,mD/(M-m)$. Da die Längen AB und GK leicht zu messen sind, lässt sich also der Krümmungsradius berechnen, sobald die Bildlänge $ab = m$ gemessen werden kann.

Letzteres geschieht durch das Helmholtz'sche Ophthalmometer O, ein Fernrohr, vor dessen Objektiv zwei Glasplatten vv und ww so angebracht sind, dass jede eine Hälfte des Objektivs bedeckt. Stehen beide senkrecht zur Axe GK, so erscheint das Bild ab unverschoben. Werden aber beide Platten gedreht, so verschiebt jede das Bild, wie die Nebenfiguren verdeutlichen. Der axiale Strahl az wird durch zweimalige Brechung an der Platte vv in der Linie $acde$ fortgepflanzt, das Bild a erscheint also in a', d. h. um die Länge $cf = x$ verschoben. Ist die Dicke der Platte, $cp = h$, sowie ihr Brechungsverhältniss n bekannt, so lässt sich x für den Einfallswinkel $ack = \alpha$ leicht berechnen. Setzt man den Brechungswinkel $pcd = cdi = \beta$, so ist Winkel $cdf = \alpha - \beta$, also $x = cd . sin(\alpha - \beta)$, ferner $cd = h/cos\,\beta$, also $x = h . sin\,(\alpha - \beta)/cos\,\beta$, worin $sin\,\beta = {}^1/n\, sin\,\alpha$. Werden nun beide Platten in entgegengesetztem Sinne grade so weit gedreht, dass die eine die Bilder ab nach $a'b'$, die andere nach $a''b''$ verschiebt, so dass a' und b'' zusammenfallen, so ist offenbar $ab = 2x$.

Steht die Linie AB horizontal, so müssen die Platten um eine (gemeinsame) vertikale Axe gedreht werden, und das gefundene r ist der Krümmungsradius im horizontalen Meridian. Steht dagegen AB vertikal und die Drehaxe der Platten horizontal, so misst man die Krümmung im vertikalen Meridian. Meist findet man letztere stärker (den Radius kleiner) als erstere (s. unten sub 9. d; über eine andere sphärische Abweichung auch 9. b). Für die beiden Linsenflächen ist die ophthalmometrische Messung am lebenden Auge mit Schwierigkeiten verbunden, und ausserdem ist bei der Berechnung der Krümmungsradien aus den Bildern zu berücksichtigen, dass das gespiegelte Licht an der Hornhaut, resp. Hornhaut und

vorderen Linsenfläche, Brechungen erleidet; auf die hier anzuwendenden Kunstgriffe und Messungen kann aber an dieser Stelle nicht eingegangen werden.

3. Die Flächendistanzen kann man an Durchschnitten gefrorener Augen messen. Am Lebenden misst man die Distanz zwischen Hornhaut- und Linsenscheitel durch Bestimmung der parallaktischen Verschiebung eines Hornhautspiegelbildchens gegen das runde Pupillarfeld (Helmholtz), oder durch Einstellung eines sog. Kornealmikroskopes einmal auf die mit etwas Kalomel bestreute Hornhaut und einmal auf den der Linse anliegenden Pupillenrand (Donders); die Details dieser Methoden, bei denen auch die Brechung an der Hornhaut zu berücksichtigen ist, müssen hier übergangen werden; ebenso die noch komplizirteren Methoden für die Bestimmung der Lage des hintern Linsenscheitels.

4. Die Centrirung der drei Flächen wird geprüft, indem man die Lagen ihrer Scheitel zur Gesichtslinie bestimmt, worauf erst unten bei der Bestimmung der Lage der Gesichtslinie einzugehen ist; die Centrirung ist nicht vollkommen.

c. Die Werthe der Konstanten.

Die genauen Werthe für die optischen Konstanten sind ziemlich variabel, und die Angaben der Autoren verschieden. Folgende Werthe werden dem schematischen Auge gewöhnlich zu Grunde gelegt:

Brechungsindices:	Humor aqueus	$^{103}/_{77}$
	Linse (Totalindex) . . .	$^{16}/_{11}$
	Glaskörper.	$^{103}/_{77}$
Krümmungsradien:	Vordere Hornhautfläche .	8 mm
	Vordere Linsenfläche . .	10 „
	Hintere Linsenfläche . .	6 „
Distanzen:	Vordere Hornhaut- zu vord. Linsenfläche	3,6 mm
	Linsendicke	3,6 „
	Hinterer Linsenscheitel zur Netzhaut ca.	15 „

2. Die Brechung an einer sphärischen Fläche.

1. Allgemeines Reflexions- und Brechungsgesetz. Fällt ein Lichtstrahl auf die Grenzfläche zwischen zwei verschieden brechenden Medien, so zerlegt er sich in einen reflektirten und einen gebrochenen Strahl. Beide liegen in der Einfallsebene, d. h. in derjenigen Ebene, welche den einfallenden Strahl und das Einfallsloth (Vertikale zur Grenzfläche) im Einfallspunkt enthält. Die Winkel zwischen dem Einfallsloth und dem einfallenden, reflektirten und gebrochenen Strahl heissen Einfalls-, Reflexions- und Brechungswinkel.

Der Reflexionswinkel ist gleich dem Einfallswinkel (Reflexionsgesetz).

Der Sinus des Einfallswinkels α_1 verhält sich zum Sinus des Brechungswinkels

a_2 wie die Geschwindigkeit des Lichtes im ersten Medium c_1 zu derjenigen im zweiten Medium c_2, also
$$\sin a_1 : \sin a_2 = c_1 : c_2.$$
Statt der sehr grossen Geschwindigkeitswerthe führt man zweckmässiger die ihnen reziproken Brechungsindices n_1, n_2 ein, welche man erhält, wenn man die Geschwindigkeit im Vakuum c durch diejenige im Medium dividirt; da erstere grösser ist als die irgendwelches Mediums, so sind alle Brechungsindices unechte Brüche. Ist nun hiernach $n_1 = c/c_1$, $n_2 = c/c_2$, so ergiebt die vorstehende Gleichung:
$$\sin a_1 : \sin a_2 = n_2 : n_1,$$
d. h. die Sinus der beiden Winkel verhalten sich umgekehrt wie die zugehörigen Brechungsindices.

Ist $n_2 < n_1$, d. h. geht der Strahl aus einem Medium in ein schwächer brechendes über, so kann keine Brechung stattfinden, wenn der Einfallswinkel a_1 so gross wird, dass $\sin a_1 > \frac{n_2}{n_1}$; denn dann würde $\sin a_2 > 1$ werden, was unmöglich ist. Strahlen, welche unter grösserem Winkel als dieser Grenzwerth einfallen, werden also total reflektirt.

2. CD (Fig. 107) sei eine kugelig gekrümmte brechende Fläche, K ihr Krümmungsmittelpunkt, AB eine durch ihn gelegte Grade, die Axe. Von den beiden durch CD getrennten Medien habe das links gelegene (vordere oder erste) den Brechungsindex m, das andere (hintere oder zweite) den Brechungsindex n; n sei grösser als m.

Fig. 107.

Der von dem Axenpunkt E im ersten Medium auf die Fläche CD fallende Strahl EG wird bei G gebrochen; das Einfallsloth für den Punkt G ist der Radius KI, also $EGI = p$ der Einfallswinkel, $GKL = q$ der Brechungswinkel. Nach dem Brechungsgesetz liegen EG, KI und GL in Einer Ebene, GL muss also wie EG die Axe schneiden. Wir zählen nun alle Entfernungen auf der Axe vom Scheitel H der brechenden Fläche ab, und zwar positiv im Sinne des Strahlengangs, also nach rechts, negativ nach links.*) Der Radius HK $(= GK)$ sei $= r$ (wäre die Fläche nach vorn konkav, so wäre der Radius $-r$); der Abstand des Punktes E von H sei $-a_1$ und der des Punktes $L = +a_2$. Ferner sei der Winkel $HEG = s$; dann ist Winkel $HKG = p - s$, und Winkel $HLG = p - q - s$. Nach dem Brechungsgesetz ist
$$\sin p : \sin q = n : m \quad \ldots\ldots\ldots\ldots \quad (1)$$
Im Dreieck EGK ist, da $EK = -a_1 + r$,
$$-a_1 + r : r = \sin(180^0 - p) : \sin s \quad \ldots\ldots \quad (2)$$
und im Dreieck GKL, da $KL = a_2 - r$,
$$a_2 - r : r = \sin q : \sin(p - q - s) \quad \ldots\ldots \quad (3)$$
Liegt E von H sehr entfernt, oder liegt G an H sehr nahe, ist also der Strahl EG nur wenig von der axialen Richtung abweichend und fällt er nahe der Axe

*) Die Buchstaben a_1, a_2, f_1, f_2, r im Folgenden bezeichnen absolute Werthe. Bei einem nach links gelegenen Objektpunkt muss also für a_1 eine negative Zahl eingesetzt werden u. s. w.

auf die brechende Fläche, so sind die Winkel p, q und s so klein, dass man ihre Sinus dem Bogen gleich setzen kann. Thut man dies, und berücksichtigt man, dass $sin\,(180^0 - p) = sin\,p$, so verwandelt sich

Gl. 1 in $$nq = mp \quad \ldots\ldots\ldots \quad (4)$$
Gl. 2 in $$pr = s\,(r - a_1) \quad \ldots\ldots\ldots \quad (5)$$
Gl. 3 in $$qr = (p - q - s)\,(a_2 - r) \quad \ldots\ldots\ldots \quad (6)$$

Eliminirt man aus diesen Gleichungen q und s, so fällt p von selbst heraus und man erhält zwischen a_2 und a_1 schliesslich folgende einfache Beziehung:

$$\frac{n}{a_2} - \frac{m}{a_1} = \frac{n-m}{r} \quad \ldots\ldots\ldots \quad (7)$$

Da diese Beziehung von den Winkeln p und s unabhängig ist, so müssen auch alle anderen von E aus auf CD auffallenden Strahlen, immer vorausgesetzt (s. oben), dass die Winkel p und s nicht zu gross werden, nach der Brechung durch den Punkt L gehen. Ein von einem Punkte ausgehendes (homocentrisches) Strahlenbündel ist also nach der Brechung wieder homocentrisch; der Vereinigungspunkt nach der Brechung, L, heisst der Bildpunkt oder das Bild des leuchtenden Punktes E. Dies und alles Folgende gilt jedoch ausschliesslich für den angeführten Bereich sehr kleiner Winkel. (Der Homocentrizitätssatz gilt auch für Spiegelung unter kleinen Winkeln und ist bereits bei der Konstruktion p. 528, Fig. 106 benutzt.)

3. Liegt der Punkt E nicht in der Axe, so kann man doch immer durch ihn und den Punkt K eine gerade Linie legen und diese als neue Axe betrachten; in dieser liegt dann der Bildpunkt L.

Der Satz von den homocentrischen Strahlenbündeln gilt also allgemein, wo auch der Punkt E liegen möge, vorausgesetzt, dass das von ihm einfallende Bündel nur wenig von der radialen Richtung abweicht. Jedem leuchtenden Punkt entspricht demnach ein Vereinigungspunkt, und zwar liegt dieser immer in einer durch den leuchtenden Punkt und den Punkt K gelegten graden Linie; diese Linie nennt man Hauptstrahl oder Richtungslinie. Der Vereinigungspunkt oder das Bild heisst reell, wenn die Strahlen wie in Fig. 107 in ihrer wirklichen Verlaufsrichtung denselben erreichen, virtuell dagegen, wenn er nicht von den Strahlen selbst, sondern nur durch Rückwärtsverlängerung derselben erreicht werden kann, so dass sie einem Auge wie von diesem Punkte ausgehend erscheinen. Im letzteren Falle (z. B. wenn die Fläche CD nach vorn konkav, also r negativ wäre) würde Gl. 7 für a_2 gelöst einen negativen Werth ergeben.

4. Werden die gebrochenen Strahlen zu einfallenden, also der Bildpunkt zum Ausgangspunkt von Strahlen, so vereinigen sie sich, wie die einfachste Betrachtung lehrt, wieder im früheren Lichtpunkte. Lichtpunkt und Bildpunkt stehen also in reciprokem Verhältniss; man bezeichnet sie deshalb auch richtiger als konjugirte Vereinigungspunkte und ihre Abstände vom Hauptpunkt ($-a_1$ und a_2 in § 2) als konjugirte Vereinigungsweiten.

5. Wird der einfallende Strahl EG in Fig. 107 der Axe parallel, also $a_1 = \infty$, so wird das erste Glied in Gleichung 7 Null und a_2 erhält demnach den Werth

$$f_2 = \frac{nr}{n-m} \quad \ldots\ldots\ldots \quad (8)$$

Wird umgekehrt der vom zweiten Medium herkommende Strahl LG der Axe parallel, also $a_2 = \infty$, so wird $-a_1$ in Gleichung 7 zu

$$-f_1 = \frac{mr}{n-m} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (9)$$

Alle im ersten Medium parallel der Axe verlaufenden Strahlen vereinigen sich also nach der Brechung in einem Punkte (F_2, Fig. 108), dem zweiten Brennpunkt, ebenso alle im zweiten Medium der Axe parallelen Strahlen im ersten Brennpunkt F_1. Umgekehrt werden natürlich alle von den Brennpunkten ausgehenden Strahlen nach der Brechung der Axe parallel.

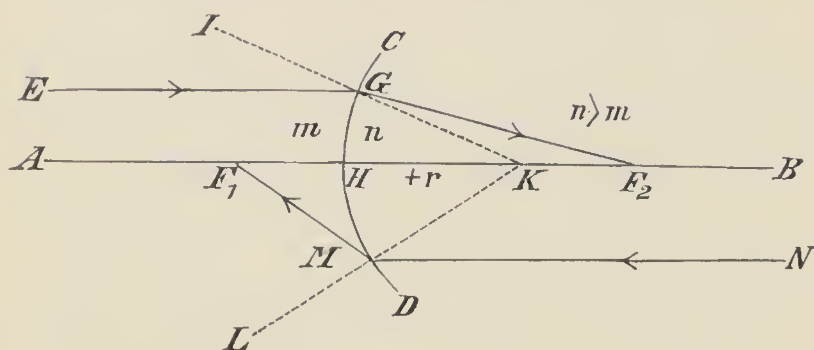


Fig. 108.

Die Entfernungen f_1 und f_2 der Brennpunkte vom Scheitel H heissen 1. und 2. Brennweite. (Sie sind nicht etwa zu einander konjugirt.)

6. Aus Gl. 8 und 9 folgt ferner, dass in unserm Falle f_1 negativ und f_2 positiv ist (da $n > m$ nach § 2). Allgemein aber ergiebt sich aus Gl. 8 und 9:

$$\frac{f_1}{f_2} = -\frac{m}{n} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (10)$$

und

$$f_1 + f_2 = r \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (11)$$

d. h. beide Brennweiten haben stets entgegengesetztes Vorzeichen (also beide Brennpunkte liegen immer auf entgegengesetzten Seiten der brechenden Fläche), verhalten sich ferner, absolut genommen, wie die beiden Brechungsindices, und ihre algebraische Summe ist gleich dem Krümmungsradius; der letztere ist stets die Differenz der absoluten Längen; folglich ist in Fig. 108 $HF_2 - HF_1 = HK$, oder $HF_1 = KF_2$, d. h. der Abstand des 1. Brennpunkts vom Scheitel H gleich dem des 2. Brennpunkts vom Krümmungsmittelpunkt K.

Ist die 1. Brennweite positiv, die zweite also negativ, so liegt F_1 rechts, F_2 links von H, d. h. die Brennpunkte sind virtuell (§ 3). Dies tritt ein, wenn entweder r negativ oder $n < m$ ist; der erstere Fall ist in Fig. 109 dargestellt. Das System heisst dann dispersiv, während es kollektiv heisst, wenn wie in Fig. 108 F_1 im ersten und F_2 im zweiten Medium liegt.

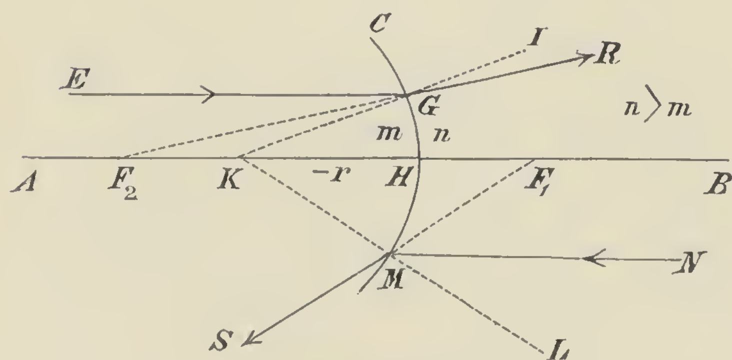


Fig. 109.

7. Aus Gl. 7 lassen sich mittels Gl. 8 und 9 m, n und r climiniren, und man erhält so die wichtige Gleichung:

$$\frac{f_1}{a_1} + \frac{f_2}{a_2} = 1 \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (12)$$

Hier ist also die Beziehung zwischen den konjugirten Vereinigungsweiten, statt wie in Gl. 7 durch drei, nur durch zwei Grössen, nämlich die beiden Brennweiten be-

stimmt, welche demnach die optischen Eigenschaften einer brechenden Fläche ebenso vollständig charakterisiren wie die 3 Grössen m, n und r.

8. Noch einfacher wird die Beziehung der konjugirten Vereinigungsweiten, wenn man sie, statt vom Scheitelpunkt H, von den zugehörigen Brennpunkten aus misst, und durch x_1 und x_2 (mit entsprechendem Vorzeichen) bezeichnet. Es wird dann $-x_1 = -a_1 - (-f_1)$ oder $x_1 = a_1 - f_1$, ferner $x_2 = a_2 - f_2$. Durch Einsetzung in Gl. 12 erhält man:

$$x_1 x_2 = f_1 f_2 \quad \ldots \ldots \ldots \ldots \quad (13)$$

9. Errichtet man in zwei konjugirten Punkten, wie U_1 und U_2 (Fig. 110) Ebenen senkrecht zur Axe, so erhält man zwei konjugirte Ebenen ($U_1 S_1$ und $U_2 S_2$). Dieselben haben die Eigenschaft, dass ein in der einen befindliche Gegenstand, z. B. $U_1 S_1$, sich in der anderen geometrisch ähnlich abbildet ($U_2 S_2$). Um das Grössenverhältniss und die Richtung (aufrecht oder verkehrt) der Abbildung allgemein auszudrücken, seien die Längen $(U_1 S_1,\ U_2 S_2) = y_1,\ y_2$ und die Richtung nach oben zähle positiv, die nach unten negativ (so dass $U_2 S_2 = -y_2$).

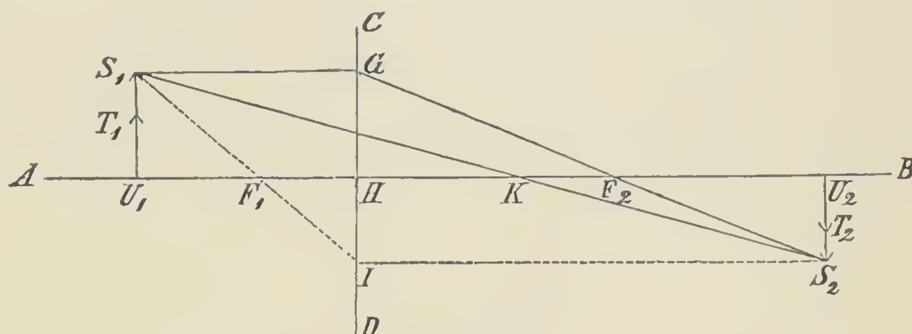


Fig. 110.

Man kann zunächst das Bild der Linie $U_1 S_1$ durch Konstruktion finden, indem man das Bild des Punktes S_1 sucht. Nach dem Homocentrizitätssatz genügt die Verfolgung zweier von S_1 ausgehender Strahlen; wo diese sich nach der Brechung schneiden, ist das Bild, weil alle übrigen Strahlen (mit der in § 2 angegebenen Einschränkung) sich ebenfalls dort vereinigen. CD sei die brechende Fläche, oder vielmehr der kleine in Betracht kommende Theil derselben, welcher sich als eben betrachten lässt. Der der Axe parallel einfallende Strahl $S_1 G$ geht nach der Brechung durch den zweiten Brennpunkt F_2, fällt also nach $G S_2$. Der nach dem Krümmungsmittelpunkt K gerichtete Strahl $S_1 K$ geht wegen normalen Einfalls ungebrochen hindurch, fällt also nach $S_1 S_2$. Endlich geht der Strahl $S_1 I$ durch den ersten Brennpunkt F_1, wird also nach der Brechung der Axe parallel ($I S_2$). Man findet leicht, dass alle drei gebrochenen Strahlen durch denselben Punkt S_2 gehen, und dass zwei dieser Strahlen zur Auffindung des Bildes S_2 genügen. $U_2 T_2 S_2$ ist also das geometrisch ähnliche Bild von $U_1 T_1 S_1$.

Aus den ähnlichen Dreiecken $S_1 U_1 H$ und $S_2 U_2 H$ ergiebt sich, da $HI = U_2 S_2 = -y_2$, ferner $F_1 H = -f_1$ und $U_1 F_1 = -x_1$:

$$\frac{y_2}{y_1} = -\frac{f_1}{x_1} \quad \ldots \ldots \ldots \ldots \quad (14)$$

ebenso aus den ähnlichen Dreiecken $G H F_2$ und $S_2 U_2 F_2$, da $GH = S_1 U_1 = y_1$, ferner $H F_2 = f_2$ und $F_2 U_2 = x_2$:

$$\frac{y_2}{y_1} = -\frac{x_2}{f_2} \quad \ldots \ldots \ldots \ldots \quad (15)$$

Aus Gl. 14 und 15 folgt unmittelbar wieder Gl. 13. Die Beziehung y_2/y_1 heisst die Vergrösserung (V) und ist also*)

$$V = \frac{y_2}{y_1} = -\frac{f_1}{x_1} = -\frac{x_2}{f_2} \quad \ldots \ldots \ldots \quad (16)$$

10. Hauptebenen nennt man dasjenige Paar konjugirter Ebenen, welches dadurch ausgezeichnet ist, dass ein in der einen befindlicher Gegenstand sich gleich gross und aufrecht in der andern abbildet; ihre Schnittpunkte mit der Axe heissen Hauptpunkte. Die Hauptebenen sind also dadurch charakterisirt, dass $y_2 = y_1$. Ihre Lage ergiebt sich unmittelbar aus Gl. 16. Für die erste Hauptebene ist $x_1 = -f_1$, für die zweite $x_2 = -f_2$, d. h. die erste liegt um die Länge f_1 nach rechts vom ersten Brennpunkt, die zweite um die Länge f_2 nach links vom zweiten Brennpunkt, d. h. beide Hauptebenen fallen in die durch den Scheitel gehende Ebene CD zusammen, und es giebt nur Einen Hauptpunkt, nämlich H.

11. Die Richtung, welche ein auf die Hauptebene CD fallender Strahl EG (Fig. 111) nach der Brechung einschlägt, lässt sich ebenfalls durch Konstruktion finden. Die durch den Brennpunkt F_2 gelegte Vertikalebene OP (Brennebene) ist offenbar konjugirt zu einer links unendlich entfernt liegenden Vertikalebene. Folglich müssen sich zwei zu einander parallel einfallende Strahlen nach der Brechung in einem Punkte der Brennebene schneiden. Zieht man also zu EG einen parallelen Strahl F_1L durch den ersten Brennpunkt, so muss, da derselbe nach der Brechung der Axe parallel wird (LM), der Punkt M, in welchem er die Brennebene OP schneidet, auch dem Strahl EG nach der Brechung angehören; EG wird also nach GI gebrochen. (Auch der zu EG parallele, durch K ungebrochen durchgehende Strahl NM hätte zur Auffindung des Punktes M dienen können.)

Fig. 111.

12. Zwischen den Winkeln u_1 und u_2, welche ein Strahl vor und nach der Brechung mit der Axe bildet, besteht eine einfache Beziehung. Nimmt man die Winkel zwischen der Richtung des Lichtes im Strahl und der positiven Richtung der Axe, so ist für die konjugirten Strahlen EG und GI (Fig. 111) $u_1 = GEH = LF_1H$ und $u_2 = -MIF_2$; da nun $LH = MF_2$, so ergiebt sich $-f_1 \, tg\, u_1 = -x_2 \, tg\, u_2$, also:

$$\frac{tg\, u_2}{tg\, u_1} = \frac{f_1}{x_2} \left(= \frac{x_1}{f_2} \text{ wegen Gl. 13} \right) \quad \ldots \ldots \quad (17)$$

13. Punkte, welche die Eigenschaft haben, dass die nach ihnen gerichteten Strahlen bei der Brechung ihre Richtung gegen die Axe nicht ändern, nennt man Knotenpunkte; ihre Lage wird durch Gl. 17 angegeben, wenn man darin $u_2 = u_1$

*) Eine wirkliche „Vergrösserung" tritt natürlich nur ein, wenn y_2/y_1 ein unächter Bruch; ist es ein ächter Bruch, so bedeutet dies eine verkleinerte Abbildung.

setzt, so dass $x_1 = f_2$ und $x_2 = f_1$. Der Knotenpunkt liegt also um f_2 nach rechts vom 1. Brennpunkt, also in K, und der 2. Knotenpunkt um f_1 nach rechts vom 2. Brennpunkt; da aber in unserm Falle f_1 negativ ist, so heisst letzteres: um die Strecke f_1 nach links von F_2, d. h. (vgl. § 6) ebenfalls in K; beide Knotenpunkte fallen für eine brechende Fläche zusammen in den Krümmungsmittelpunkt, von welchem übrigens schon hervorgehoben ist, dass die zu ihm gehenden Strahlen nicht abgelenkt werden. Strahlen, welche durch die Knotenpunkte gehen, heissen Hauptstrahlen.

3. Die Brechung durch Systeme von zwei und mehr sphärischen Flächen.

14. Hat man zwei kuglige brechende Flächen, so ist die durch die beiden Krümmungsmittelpunkte gelegte Grade die gemeinsame Axe; auf dieser gemessen sei d der Abstand beider Flächen. Da ein auf die erste Fläche fallendes homocentrisches Strahlenbündel, dessen Strahlen nicht zu grosse Winkel mit der Axe bilden, auch nach der Brechung homocentrisch bleibt, also homocentrisch und unter kleinem Winkel auf die zweite Fläche fällt, so wird es auch nach der zweiten Brechung homocentrisch sein.

15. Die erste der beiden Flächen habe die Brennweiten f_1 und f_2, die zweite die Brennweiten φ_1 und φ_2, mit gehörigem Vorzeichen, ferner sei Δ der gegenseitige Abstand des 2. Brennpunktes der ersten und des 1. Brennpunktes der zweiten Fläche (das sog. „Intervall"). Δ ist positiv, wenn der letztere Brennpunkt nach rechts, d. h. im Sinne des Strahlenganges, vom ersteren liegt. Fig. 112 veranschaulicht einen Fall von positivem Intervall; I und II sind die beiden brechenden Flächen, d ihr Abstand, Δ ihr Intervall, $f_1, f_2, \varphi_1, \varphi_2$ ihre Brennpunkte. Die Brennweiten sind mit ihren Buchstaben und Vorzeichen bezeichnet. Man erkennt, dass

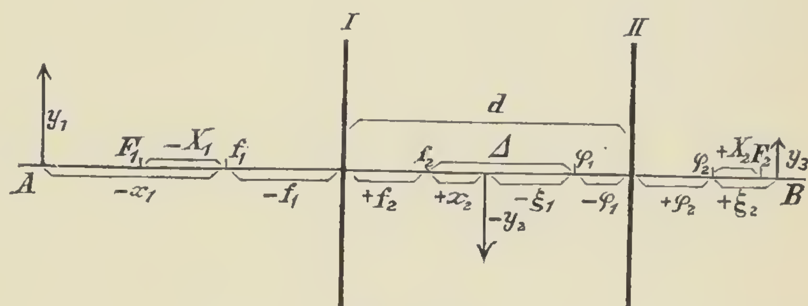


Fig. 112.

$$d = \Delta + f_2 - \varphi_1 \qquad \text{oder} \qquad \Delta = d - f_2 + \varphi_1 \quad . \; . \; . \; . \quad (18)$$

welche Beziehung stets stattfindet, auch bei negativem Intervall. Es sei ferner y_1 ein Objekt, das im Abstande x_1 vom 1. Brennpunkt der 1. Fläche liegt; diese liefert ein Bild y_2 in der Lage x_2: dieses Bild ist aber Objekt für die 2. Fläche und habe auf deren ersten Brennpunkt bezogen die Lage ξ_1; die 2. Fläche liefert dann das definitive Bild y_3 in der Lage ξ_2. Es bestehen nun nach Gl. 13 folgende Beziehungen:

$$x_1 x_2 = f_1 f_2, \qquad \xi_1 \xi_2 = \varphi_1 \varphi_2$$

und da nach Fig. 112 $\Delta = x_2 - \xi_1$, so ergiebt sich durch Elimination von x_2 und ξ_1:

$$\frac{f_1 f_2}{x_1} - \frac{\varphi_1 \varphi_2}{\xi_2} = \Delta \quad . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \quad (19)$$

Die Gleichung giebt die Beziehung zwischen der Lage konjugirter Punkte, bemessen nach den beiden äusseren Brennpunkten, vollständig an. Folglich kann man mit denselben auch die zu unendlichen Entfernungen konjugirten Punkte, d. h. zwei

Hauptbrennpunkte finden, indem man einmal ξ_2, einmal $x_1 = \infty$ setzt und für x_1, resp. ξ_2 löst. Man findet so als Abstand des 1. Hauptbrennpunktes vom 1. Einzelbrennpunkt der 1. Fläche, und für die entsprechende Bestimmung des 2. Hauptbrennpunktes (F_1 und F_2, Fig. 112)

$$X_1 = \frac{f_1 f_2}{\varDelta}, \qquad X_2 = -\frac{\varphi_1 \varphi_2}{\varDelta} \quad \ldots\ldots \quad (20)$$

16. Zwischen y_1, y_2, y_3 bestehen nach Gl. 16 die Beziehungen:

$$-\frac{y_2}{y_1} = \frac{f_1}{x_1} = \frac{x_2}{f_2}, \qquad -\frac{y_3}{y_2} = \frac{\varphi_1}{\xi_1} = \frac{\xi_2}{\varphi_2},$$

durch deren Multiplikation unmittelbar das Verhältniss y_3/y_1, d. h. zwischen definitivem Bild und Objekt, sich ergiebt, wobei mittels Gl. 13 und 18 zwei von den 4 Grössen x und ξ eliminirt werden können.

17. Um die Hauptpunkte (§ 10) des Systems zu finden, hat man wieder $y_3 = y_1$ zu setzen, und man findet, indem man wieder für x_1, resp. ξ_2 löst, als Abstände des 1. und 2. Hauptpunktes von den äusseren Einzelbrennpunkten

$$X_1{}^* = \frac{f_1(f_2 - \varphi_1)}{\varDelta}, \qquad X_2{}^* = \frac{\varphi_2(f_2 - \varphi_1)}{\varDelta} \quad \ldots \quad (21)$$

[Die Ausdrücke für die Lage der Hauptbrennpunkte und der Hauptpunkte nehmen für manche Zwecke praktischere Form an, wenn man sie nicht nach den Einzelbrennpunkten, sondern nach den Flächen selbst bemisst, und ferner d statt $\varDelta$ einführt (§ 15). Nennt man die Hauptbrennpunktsabstände $\mathfrak{A}_1$, beziehentlich $\mathfrak{A}_2$, und die Hauptpunktsabstände $\mathfrak{A}_1{}^*$ und $\mathfrak{A}_2{}^*$, so ergiebt sich offenbar: $\mathfrak{A}_1 = X_1 + f_1$; $\mathfrak{A}_2 = X_2 + \varphi_2$; $\mathfrak{A}_1{}^* = X_1{}^* + f_1$; $\mathfrak{A}_2{}^* = X_2{}^* + \varphi_2$. Man findet so an Stelle der Gleichungen 20 und 21:

$$\mathfrak{A}_1 = \frac{f_1(d + \varphi_1)}{d - f_2 + \varphi_1}, \qquad \mathfrak{A}_2 = \frac{\varphi_2(d - f_2)}{d - f_2 + \varphi_1} \quad \ldots \quad (20\,a)$$

$$\mathfrak{A}_1{}^* = \frac{f_1 d}{d - f_2 + \varphi_1}, \qquad \mathfrak{A}_2{}^* = \frac{\varphi_2 d}{d - f_2 + \varphi_1}.] \quad \ldots \quad (21\,a)$$

18. Die schon in § 15 berechnete Lage der beiden Hauptbrennpunkte wird eleganter ausdrückbar, wenn man ihre Abstände von den zugehörigen Hauptpunkten, die sog. Hauptbrennweiten F_1 und F_2 bestimmt; man erhält sie natürlich, indem man die Gleichungen 21 von den Gleichungen 20 (oder 21a von 20a) subtrahirt, und zwar wird

$$F_1 = \frac{f_1 \varphi_1}{\varDelta} \text{ und } F_2 = -\frac{f_2 \varphi_2}{\varDelta} \quad \ldots\ldots \quad (22)$$

also

$$\frac{F_1}{F_2} = -\frac{f_1 \varphi_1}{f_2 \varphi_2} \quad \ldots\ldots \quad (23)$$

19. Bei 2 brechenden Flächen hat man 3 brechende Medien; die Brechungsindices derselben seien der Reihe nach m, n, o. Da nun nach Gl. 10

$$\frac{f_1}{f_2} = -\frac{m}{n} \text{ und } \frac{\varphi_1}{\varphi_2} = -\frac{n}{o},$$

so ergiebt sich durch Multiplication und Gl. 23:

$$\frac{F_1}{F_2} = -\frac{m}{o} \quad \ldots\ldots \quad (24)$$

d. h. die absoluten Werthe der beiden Hauptbrennweiten verhalten sich wie die Brechungsindices des ersten und des letzten Mediums; der des mittleren hat auf das Verhältniss keinen Einfluss. Bricht das letzte Medium

wie das erste, z. B. bei einer Linse, in Luft, so sind beide Hauptbrennweiten (in ihrem absolutem Werthe) gleich.

20. Durch die beiden Hauptpunkte und die beiden Hauptbrennpunkte ist das System vollständig definirt, so dass man nach Berechnung derselben von den Indices, Krümmungsradien und Lagen der beiden Flächen nicht weiter Notiz zu nehmen braucht. Man nennt diese Punkte (nebst den Knotenpunkten, s. unten) die Kardinalpunkte des Systems. In Fig. 113 sei AB die Axe, H_1, H_2 die Hauptpunkte, F_1, F_2 die Hauptbrennpunkte eines Systems. Um durch Konstruktion

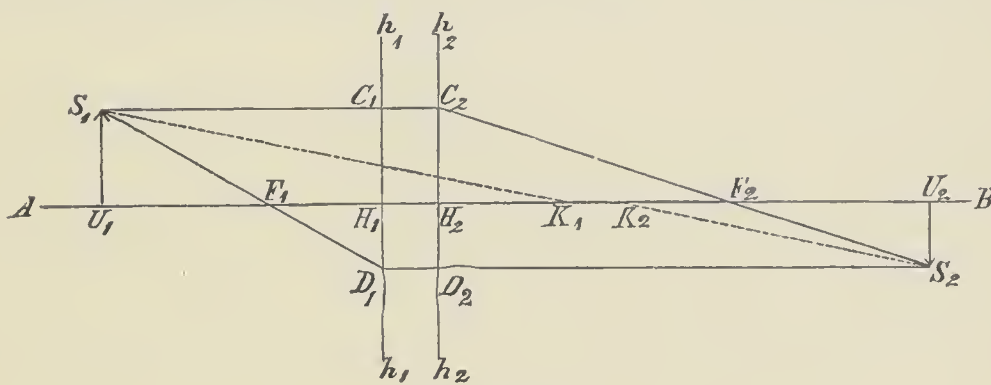


Fig. 113.

das Bild des Objekts $U_1 S_1$, resp. des Punktes S_1 zu finden, benutzt man die Eigenschaft der Hauptebenen (§ 10), dass kongruent liegende Punkte derselben zu einander konjugirt sind, so dass jeder Strahl, welcher vor der ersten Brechung durch einen Punkt der ersten Hauptebene ($h_1 h_1$) geht, nach der letzten Brechung durch den kongruent liegenden Punkt der zweiten Hauptebene ($h_2 h_2$) gehen muss. Von den von S_1 ausgehenden Strahlen muss der der Axe parallele $S_1 C_1$ nach den Brechungen sowohl durch C_2 als durch F_2 gehen; ebenso muss der durch F_1 einfallende Strahl $S_1 D_1$ nach den Brechungen sowohl durch D_2 gehen, als der Axe parallel sein. Das Bild von S_1 liegt also in S_2, wo beide gebrochene Strahlen sich schneiden.

21. Bestimmt man wieder, entsprechend wie oben für eine einzige Fläche, die Lagen nach den Hauptpunkten oder nach den Brennpunkten und zwar die des Objektes nach den ersten, die des Bildes nach den zweiten, so dass in Fig. 112 $H_1 U_1 = -a_1$, $H_2 U_2 = a_2$, $F_1 U_1 = -x_1$, $F_2 U_2 = x_2$, so ergeben sich aus der Betrachtung der ähnlichen Dreiecke genau dieselben Beziehungen wie in Gl. 12—13.

22. Die Berechnung der Knotenpunkte (den Weg dazu s. § 13) ergiebt auch hier, dass ihre Entfernung vom zugehörigen Brennpunkt gleich der anderen Brennweite ist. Sie fallen also hier nicht zusammen, sondern nach K_1 und K_2, und es ist $K_1 K_2 = H_1 H_2$. Man kann den Hauptstrahl (§ 13) $S_1 K_1$ statt eines der beiden Strahlen des § 20 benutzen; da er nach der Brechung ohne Aenderung des Axenwinkels durch K_2 gehen muss, so fällt er nach $K_2 S_2$.*)

*) Man kann die beiden Hauptebenen als zwei das brechende System repräsentirende brechende Flächen von gleicher Krümmung (wegen der Kleinheit des wirksamen Abschnitts als eben anzusehen) und die beiden Knotenpunkte als ihre Krümmungsmittelpunkte betrachten. Die Konstruktionsregeln stimmen dann ganz mit den für eine einzige Fläche gegebenen überein (vgl. § 9), nur dass jeder einfallende Strahl so behandelt wird, als ob er statt an der ersten Fläche gebrochen zu werden, parallel mit sich selbst verschoben auf den kongruenten Punkt der zweiten auffiele und hier gebrochen würde. Auch ergiebt sich leicht die Regel für die Konstruktion des gebrochenen Strahls zu einem einfallenden (vgl. § 11). Man hat nur durch den zweiten Knotenpunkt eine Parallele zum einfallenden Strahl

23. Kommt zu dem eben betrachteten System aus zwei brechenden Flächen noch eine dritte brechende Fläche, oder ein zweites System zweier brechenden Flächen hinzu, so sind die gleichen Vereinfachungen wie bisher zulässig, sobald alle brechenden Flächen eine gemeinsame Axe haben (centrirt sind), d. h. ihre Krümmungsmittelpunkte in derselben graden Linie liegen, was bei nur zwei Flächen natürlich stets der Fall ist; nur dann wird ein homoeentrisches Strahlenbündel auf jede folgende Fläche unter so kleinen Winkeln mit der Axe auffallen wie auf die erste, also homoeentrisch bleiben. Immer lässt sich dann für das ganze System die Lage der 6 Kardinalpunkte angeben, die zu den Konstruktionen der Bilder dienen. Sind die Brennweiten zweier Systeme ermittelt, und der Abstand Δ ihrer einander zugekehrten Hauptbrennpunkte bekannt, so ergeben sich die Kardinalpunkte des resultirenden Systems immer mittels der obigen Gleichungen. Auch bleibt, wie man leicht findet, auch bei noch so komplizirten Systemen immer das in Gl. 24 ausgedrückte einfache Verhältniss der Hauptbrennweiten bestehen.

Anhang über Linsen. Für eine Linse, welche beiderseits an dasselbe Medium (z. B. Luft) grenzt, sind nach § 19 die beiden Hauptbrennweiten gleich; nach § 22 fallen also die Knotenpunkte mit den Hauptpunkten zusammen. Hiernach ändert sich die Bildkonstruktion der Fig. 113 in leicht ersichtlicher Weise.

Um die Brennweite zu finden, nennen wir die Krümmungsradien der Linsenflächen r_1 und r_2 (wie immer positiv zu nehmen für nach vorn konvexe Flächen), n den Index der Substanz, 1 den der Luft; dann sind die Einzelbrennweiten beider Flächen nach Gl. 8 und 9:

$$f_1 = -\frac{r_1}{n-1} \qquad f_2 = \frac{n r_1}{n-1} \qquad \varphi_1 = -\frac{n r_2}{1-n} \qquad \varphi_2 = \frac{r_2}{1-n}$$

Setzt man die Linsendicke (den Scheitelabstand beider Flächen) $= d$, und berücksichtigt dass (§ 15) $\Delta = d - f_2 + \varphi_1$, so folgt aus Gl. 22

$$-F_1 = F_2 = \frac{n r_1 r_2}{(n-1)[n(r_2-r_1)+(n-1)d]} = F \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (25)$$

Wenn die Linse so dünn ist, dass die Dicke gegen die Radien vernachlässigt werden darf, so ergiebt sich

$$-\frac{1}{F_1} = \frac{1}{F_2} = (n-1)\left(\frac{1}{r_1} - \frac{1}{r_2}\right) = \frac{1}{F} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (26)$$

In diesem Falle fallen auch beide Haupt- (oder Knoten-) Punkte in Einen zusammen. Für eine bikonvexe Linse wäre in Gl. 26 das Vorzeichen von r_2 umzukehren, für eine bikonkave das Vorzeichen von r_1; ist eine der Flächen plan, also r_1 oder $r_2 = \infty$, so fällt das entspr. Glied in der Klammer fort. Die Linse ist kollektiv, wenn die erste Brennweite negativ, die zweite positiv ist, im entgegengesetzten Falle dispersiv. Aus dem Vorzeichen des Bruches in Gl. 25 oder der Klammer in Gl. 26 geht sofort hervor, dass der erste Fall eintritt: bei bikonvexen Linsen (r_1 pos., r_2 neg.), plankonvexen (r_1 pos., $r_2\ \infty$ oder $r_1\ \infty$, r_2 neg.) und konkavkonvexen (beide pos., $r_2 > r_1$ oder beide neg., $r_1 > r_2$), oder kürzer bei allen in der Mitte dickeren Linsen. Dispersiv sind die in der Mitte dünneren, also bikonkave, plankonkave, konvexkonkave Linsen.

---

zu ziehen, und den Durchschnittspunkt derselben mit der Brennebene zu verbinden mit dem dem Einfallspunkt kongruenten Punkt der zweiten Hauptebene.

Für Glaslinsen ist annähernd $n = 1{,}5$, also für symmetrische Linsen $(r_1 = -r_2 = r)$ $F = \pm r$, worin F den absoluten Werth der Brennweiten bezeichnet.

Werden zwei Linsen von den Brennweiten f und φ so dicht kombinirt, dass ihr Abstand d vernachlässigt werden kann, so ist $\Delta = -f - \varphi$, also nach Gl. 22 die Brennweite F der Kombination in ihrem absoluten Werthe

$$F = \frac{f\varphi}{f + \varphi} \text{ oder } \frac{1}{F} = \frac{1}{f} + \frac{1}{\varphi} \quad \ldots\ldots \quad (27)$$

und ebenso für eine Kombination beliebig vieler sich berührender Linsen

$$\frac{1}{F} = \Sigma\left(\frac{1}{f}\right) \quad \ldots\ldots\ldots \quad (28)$$

Die Gleichungen 12—16 nehmen für Linsen, da $f_1 = f_2 = f$ ist, die einfacheren Formen an:

$$\frac{1}{a_1} + \frac{1}{a_2} = \frac{1}{f} \ (29). \qquad x_1 x_2 = f^2 \ (30). \qquad \frac{y_2}{y_1} = -\frac{f}{x_1} = -\frac{x_2}{f} \ (31).$$

Den reziproken Werth der Brennweite einer Linse $(1/f)$ nennt man ihre optische Kraft. Da nach Gl. 28 die optische Kraft eines Systems einfach gleich der algebraischen Summe der einzelnen optischen Kräfte ist, so ist es sehr zweckmässig, die Wirkung einer Linse durch die optische Kraft auszudrücken. Als Einheit der optischen Kraft gilt die Dioptrie, d. h. die optische Kraft einer Linse von 1 m Brennweite. Es entspricht also z. B.

1/4 Dioptrie	der	Brennweite	4000	mm
1/2 „	„	„	2000	„
1 „	„	„	1000	„
2 Dioptrien	„	„	500	„
10 „	„	„	100	„
100 „	„	„	10	„

Für Dispersivlinsen (Konkavlinsen) ist natürlich die optische Kraft und die Dioptrienzahl negativ.

Bilder kollektiver und dispersiver Systeme. Die Gl. 12—16, 29—31 gegestatten für jeden denkbaren Abbildungsfall Lage, Grösse und Richtung des Bildes anzugeben; die Brennweiten sind im Folgenden mit f_1 und f_2 bezeichnet.

a. Bei reellen Objekten.

I. Kollektivsysteme (Konvexlinsen, Auge), 1. Brennweite neg., 2. pos.

1) a_2 ist positiv und y_2 negativ, d. h. die Bilder reell und verkehrt, wenn $a_1 > f_1$;
a_2 ist negativ und y_2 positiv, d. h. die Bilder virtuell und aufrecht, wenn $a_1 < f_1$.

2) $y_2 < y_1$, d. h. die Bilder sind verkleinert, wenn $a_1 > 2f_1$;
$y_2 = -y_1$, wenn $a_1 = 2f_1$;
$y_2 > y_1$, d. h. die Bilder sind vergrössert, wenn $a_1 < 2f_1$.

Hiernach giebt ein Kollektivsystem, wenn $a_1 > 2f_1$, reelle, verkehrte, verkleinerte Bilder (Objektiv der Fern- und Operngläser, Camera obscura, Auge); wenn $2f_1 > a_1 > f_1$, so sind die Bilder reell, verkehrt und vergrössert (Sonnenmikroskop, Objektiv des zusammengesetzten Mikroskops); endlich wenn $a_1 < f_1$, so sind die Bilder virtuell, aufrecht und vergrössert (Loupe, Okularlinse des astronomischen Fernrohrs und des zusammengesetzten Mikroskops).

II. Dispersivsysteme (Konkavlinsen), 1. Brennweite pos., 2. neg.

1) a_2 ist immer negativ, und y_2 immer positiv.

2) y_2 ist immer $< y_1$.

Konkavlinsen geben also von jedem reellen Gegenstande virtuelle, aufrechte, verkleinerte Bilder.

b. Bei virtuellen Objekten.

Ist eine Konvexlinse so aufgestellt, dass sie ein reelles verkehrtes Bild von einem Gegenstande giebt, und wird nun eine zweite Linse in die gebrochenen Strahlen gebracht, ehe sie sich zum Bilde vereinigt haben, so bildet dies letztere gleichsam ein virtuelles Objekt für die eingeschaltete Linse, dessen Abstand von der letzteren, a_1, positiv zu nehmen ist, weil das virtuelle Objekt nach links liegt. Die Wirkung der eingeschalteten Linsen ist dann folgende:

I. Eingeschaltete Kollektivlinsen (f_1 negativ).

Für jeden positiven Werth von a_1 wird a_2 positiv, $a_2 < a_1$, y_2 von gleichem Vorzeichen mit y_1, und $y_2 < y_1$, d. h. die eingeschaltete Konvexlinse lässt das reelle verkehrte Bild reell und verkehrt, nähert es aber der ersten Linse und macht es kleiner. Diese Wirkung hat u. A. die sog. Kollektivlinse des zusammengesetzten Mikroskops und die Konvexlinse beim Augenspiegel.

II. Eingeschaltete Dispersivlinsen (f_1 positiv).

1) a_2 ist positiv und y_2 hat entgegengesetztes Vorzeichen mit y_1, wenn $a_1 > f$, dagegen ist a_2 negativ und y_2 und y_1 von gleichem Vorzeichen, wenn $a_1 < f$.

2) $y_2 < y_1$, wenn $a_1 > 2f$; $y_2 = y_1$, wenn $a_1 = 2f$; $y_2 > y_1$, wenn $a_1 < 2f$.

Eine zwischen Konvexlinse und reelles Bild eingeschaltete Konkavlinse lässt also das letztere Bild reell und verkehrt, wenn sie um weniger als ihre Brennweite von ihm absteht; dagegen macht sie es virtuell und aufrecht, wenn sie um mehr als ihre Brennweite von ihm absteht; letztere Wirkung hat die Okularlinse des Opernglases und die Konkavlinse beim Augenspiegel. Sie verändert dabei die Grösse des Bildes nicht, wenn sie von ihm um ihre doppelte Brennweite absteht.

Ueber optische Instrumente s. unten sub III. 3.

Anhang über sphärische Spiegel. Die Spiegelung lässt sich wie die Brechung behandeln, wenn man den zweiten Index gleich dem ersten, aber mit entgegengesetztem Vorzeichen oder das Brechungsverhältniss = — 1 setzt. Die 1. Brennweite fällt weg, da von hinten kein Licht zutreten kann. Für einen sphärischen Spiegel vom Krümmungsradius r (positiv für Konvex-, negativ für Konkavspiegel) verwandeln sich hiernach Gl. 7—9 in:

$$\frac{1}{a_1} + \frac{1}{a_2} = \frac{2}{r}, \qquad f = \frac{r}{2}, \qquad \text{also } \frac{1}{a_1} + \frac{1}{a_2} = \frac{1}{f}.$$

Ferner ergiebt sich leicht, dass für reelle Objekte Konkavspiegel reelle verkehrte verkleinerte Bilder geben, wenn die Objekte um mehr als die doppelte Brennweite entfernt sind, reelle, verkehrte, vergrösserte Bilder, wenn der Abstand zwischen $2f$ und f liegt, endlich virtuelle aufrechte vergrösserte Bilder für Abstände $< f$. Konvexspiegel geben dagegen von reellen Objekten jedes Abstandes virtuelle aufrechte verkleinerte Bilder. Konkavspiegel wirken also wie Kollektivlinsen, Konvexspiegel wie Dispersivlinsen.

4. Die Kardinalpunkte des Auges und das reduzirte Auge.

Um für das centrirte dreiflächige System des Auges die Kardinalpunkte aufsuchen, sind zunächst die Brennweiten jeder einzelnen Fläche zu ermitteln. Hierzu dienen Gleichung 8 und 9 oder 8 und 11.

1. Vordere Hornhautfläche: $r = 8$ mm, $m = 1$, $n = {}^{103}/_{77}$.
   Also $f_1 = -23{,}692$, $f_2 = 31{,}692$ mm.
2. Vordere Linsenfläche: $r = 10$, $m = {}^{103}/_{77}$, $n = {}^{16}/_{11}$.
   Also $f_1 = -114{,}444$, $f_2 = 124{,}444$.
3. Hintere Linsenfläche: $r = -6$, $m = {}^{16}/_{11}$, $n = {}^{103}/_{77}$.
   Also $f_1 = -74{,}667$, $f_2 = 68{,}667$.

Kombinirt man jetzt zunächst 2. und 3. zu einem System, d. h. sucht man die Kardinalpunkte der von den Augenflüssigkeiten umgebenen Linse, so ist $d = 3{,}6$, $f_1 = -114{,}444$, $f_2 = 124{,}444$, $\varphi_1 = -74{,}667$, $\varphi_2 = 68{,}667$. Also nach Gl. 21 a, da $\varDelta = -195{,}511$ (durchweg in Millimetern):

der 1. Hauptpunkt der Linse liegt hinter der vorderen Linsenfläche um $\mathfrak{A}_1^* = 2{,}1073$, der 2. Hauptpunkt der Linse liegt vor der hinteren Linsenfläche um $-\mathfrak{A}_2^* = 1{,}2644$; die beiden Brennweiten der Linse, welche wegen des gleichen Index von Humor aqueus und vitreus einander gleich sind, sind (nach Gl. 22) $-F_1 = F_2 = 43{,}707$.

Wird nun schliesslich die Hornhaut mit der Linse zum vollständigen System des Auges kombinirt, so ist für diese Kombination $f_1 = -23{,}692$, $f_2 = 31{,}692$, $\varphi_1 = -43{,}707$, $\varphi_2 = 43{,}707$, endlich $d = 3{,}6 + 2{,}1073 = 5{,}7073$, also $\varDelta = -69{,}6917$. Es ergiebt sich also für das ganze Auge:

der 1. **Hauptpunkt** liegt (Gl. 21 a) um $\mathfrak{A}_1^* =$ **1,9403 hinter** dem Hornhautscheitel;

der 2. **Hauptpunkt** liegt (Gl. 21 a) um $-\mathfrak{A}_2^* = 3{,}5793$ vor dem 2. Hauptpunkt der Linse, also um $3{,}5793 + 1{,}2644 = 4{,}8437$ vor der hinteren Linsenfläche, oder **2,3563 hinter** dem Hornhautscheitel;

die 1. **Hauptbrennweite** ist (Gl. 22) $F_1 = -14{,}858$, der 1. **Brennpunkt** liegt also **12,918 vor** dem Hornhautscheitel;

die 2. **Hauptbrennweite** ist (Gl. 22) $F_2 = 19{,}875$, der 2. **Brennpunkt** liegt also **22,231 hinter** dem Hornhautscheitel.

Da der Abstand der Knotenpunkte von den Hauptpunkten $= F_2 + F_1 = 5{,}017$, so liegt

der 1. **Knotenpunkt 6,957 hinter** dem Hornhautscheitel;

der 2. **Knotenpunkt 7,373 hinter** dem Hornhautscheitel.

Das Auge bildet demnach ein kollektives System mit ungleichen Brennweiten. Fig. 114 stellt dasselbe schematisch dar. Vernachlässigt man den kleinen gegenseitigen Abstand der Haupt- oder Knotenpunkte ($HH' = KK' = 0{,}416$ mm), so erhält man das reduzirte Auge. Dasselbe besteht aus einer einzigen brechenden Fläche hh, welche um den reduzirten Knotenpunkt k mit dem Radius $KH = 5{,}017$ mm beschrieben ist, und deren Brechungsverhält-

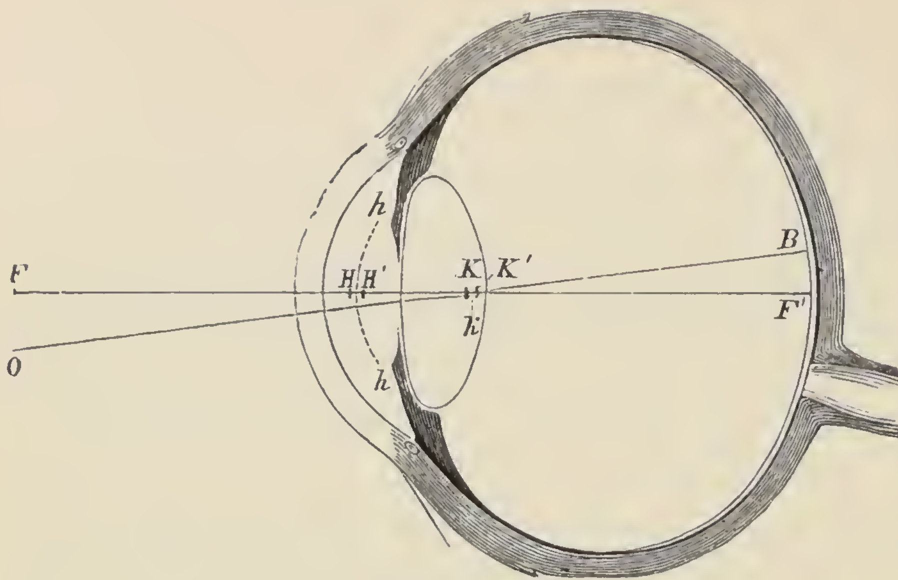


Fig. 114.

niss $= F_2 : F_1 = {}^{103}/_{77}$ ist. Man kann also das Auge dahin reduziren, dass der Glaskörper bis an diese Fläche reicht, und hier an Luft grenzt. Die optische Kraft des Auges, aus der hinteren Brennweite berechnet, beträgt 50,8 Dioptrien.

Es giebt auch Methoden zur empirischen Bestimmung der Lage einzelner Kardinalpunkte, z. B. des Knotenpunktes; doch sind die Fehlerquellen zu gross, um eine ganz genaue Kontrole der berechneten Lagen zu gestatten.

5. Die Netzhautbilder.

Das verkehrte reelle Bild, welches das kollektive System des Auges von den äusseren Gegenständen entwirft (verkleinert, wenn sie $> 2 F_1$ entfernt sind, was beim Sehen stets der Fall ist), schwebt im Glaskörper, wenn derselbe sich weit genug nach hinten erstreckt. Man kann es nach Entfernung aller Häute am Hintergrunde ausgeschnittener Augäpfel sehen. Durch Einrichtungen, welche unten erörtert werden, ist dafür gesorgt, dass (innerhalb gewisser Grenzen) sich stets die Netzhaut am Orte des Bildes befindet.

Dies vorausgesetzt, lässt sich für jeden Objektpunkt einfach der Bildpunkt finden, indem man von jenem aus eine gerade Linie durch den reduzirten Knotenpunkt k auf die Retina zieht. Solche Linien (z. B. OB, Fig. 114) nennt man Richtungslinien oder Sehstrahlen, und den Punkt k den Kreuzungspunkt der Richtungslinien; den Winkel, den zwei Sehstrahlen mit einander bilden, nennt man den Sehwinkel. — Will man ermitteln, in welcher Richtung der zu einem Netzhautpunkte gehörige Objektpunkt liegt, so braucht man nur umgekehrt einen Sehstrahl vom Netzhautpunkt aus durch den Punkt k zu legen und nach aussen zu verlängern.

Liegt die Netzhaut nicht am Orte des Bildes, sondern hinter oder vor demselben, so durchschneidet sie den Kegel der gebrochenen Strahlen, im ersten Falle nach, im zweiten vor ihrer Vereinigung zum Bildpunkte; in beiden Fällen entsteht also auf der Retina statt des Bild-

punktes ein sog. Zerstreuungskreis, d. h. eine kleine beleuchtete Kreisfläche, ein Durchschnitt des Strahlenkegels, und das Netzhautbild, welches sich statt aus Bildpunkten aus Zerstreuungskreisen zusammensetzt, ist undeutlich und verwaschen (Zerstreuungsbild). Die Zerstreuungsbilder sind um so undeutlicher, d. h. die Zerstreuungskreise um so grösser, 1. je weiter die Netzhaut vom Bilde entfernt, 2. je grösser der Umfang des Strahlenkegels, d. h. je weiter die Pupille ist, welche den Strahlenkegel begrenzt. Sieht man daher durch ein enges Loch in einem dicht vor das Auge gehaltenen Kartenblatt, so werden die Zerstreuungsbilder deutlicher, wenn auch lichtschwächer. In Fig. 115 stellt *ab*

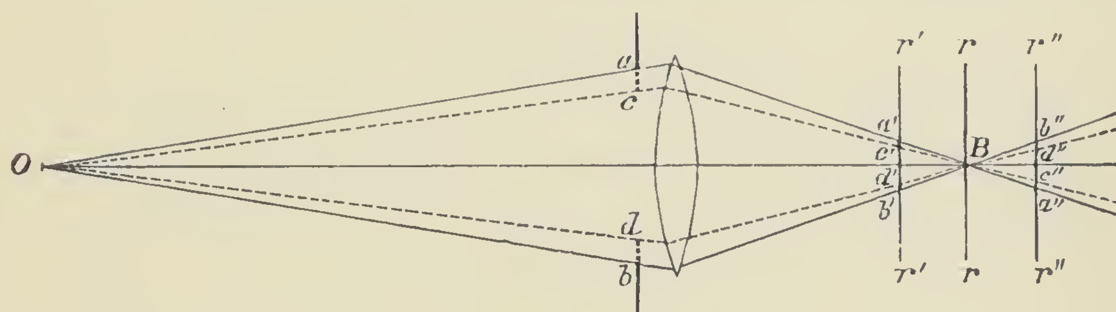


Fig. 115.

eine weite, *cd* eine enge Pupille dar; *B* ist der Bildpunkt, *rr* die richtige, *r′r′* und *r″r″* unrichtige Lagen der Netzhaut, *a′b′*, *a″b″* die Durchmesser der Zerstreuungskreise bei weiter, *c′d′*, *c″d″* dieselben bei enger Pupille.

Sind die Zerstreuungskreise grösser als das Netzhautbild des Gegenstandes, so erscheint letzteres natürlich rund. Daher sehen z. B. sehr Kurzsichtige die Mondsichel als runde Scheibe. Zum Verständniss beschreibe man um jeden Punkt einer Sichel oder einer anderen Figur einen Kreis, welcher grösser ist als die Figur.

Ersetzt man die Pupille durch zwei feine Löcher in einem Kartenblatt (*e* und *f*, Fig. 116), so entsteht, wenn die Netzhaut *rr* am Orte

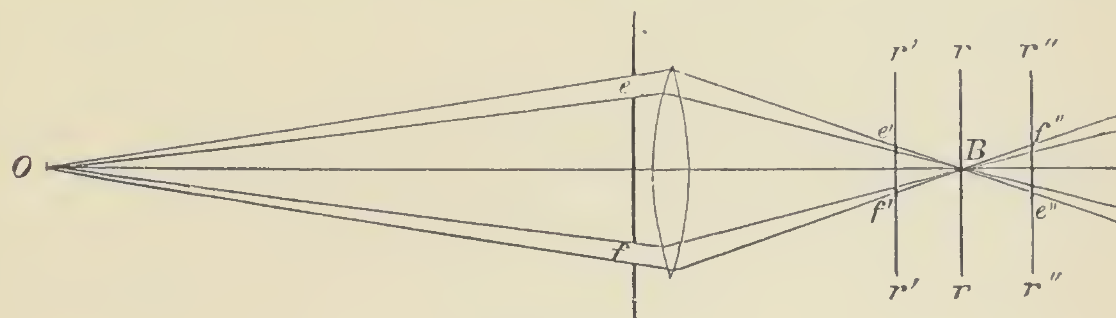


Fig. 116.

des Bildpunktes *B* liegt, nur Ein scharfes Bild; liegt sie dagegen anders (in *r′r′* oder *r″r″*), so entstehen zwei Zerstreuungskreise *e′f′*, resp. *e″f″*, der Gegenstand erscheint daher doppelt. Durch diesen

Versuch (Scheiner'scher Versuch) lässt sich daher entscheiden, ob die Netzhaut mit dem Bilde zusammenfällt oder nicht.

Die Netzhautbilder kann man an ausgeschnittenen Augen albinotischer Kaninchen, und an allen Augen nach Abtragung des hinteren Theiles der Sklera und Chorioidea, endlich am lebenden Auge mit dem Augenspiegel (s. unten) beobachten.

Beim Scheiner'schen Versuch entsteht, wenn mehr als 2 Löcher vorhanden sind, eine entsprechende Zahl von Zerstreuungsbildern. Hat der Ausschnitt im Kartenblatt eine andere Gestalt als die runde, so nehmen auch die Zerstreuungsfiguren jedes Objektpunktes diese Gestalt an; hierauf beruhen eine Anzahl Erscheinungen, auf welche hier nicht eingegangen werden kann.

6. Die Akkommodation.

a. Der Bereich derselben und die Grenzen des deutlichen Sehens.

Wäre das Auge unveränderlich, so würden nur Gegenstände einer ganz bestimmten Entfernung, a_1, scharf gesehen werden; alles Uebrige müsste in Zerstreuungsbildern erscheinen. Jene Entfernung ergäbe sich aus Gleichung 12 (p. 532), wenn man die Brennweiten des Auges und für a_2 die Distanz zwischen Netzhaut und 2. Hauptpunkt einsetzt. Die tägliche Erfahrung lehrt aber, dass das Auge in einem grossen Bereich der Entfernungen deutlich sehen kann, von einer gewissen grössten Entfernung, dem Fernpunkt, bis zu einer gewissen kleinsten, dem Nahepunkt. Es muss also eine Veränderlichkeit des Auges, eine willkürliche Anpassung oder Akkommodation desselben an die Entfernung der zu betrachtenden Gegenstände vorhanden sein. Im normalen (emmetropischen) Auge liegt der Fernpunkt unendlich entfernt, der Nahepunkt sehr variabel, etwa 100—120 mm vom Auge entfernt. Die bequemste Entfernung zum Betrachten kleinerer Gegenstände (Lesen), die Weite des deutlichen Sehens, ist dagegen für das normale Auge 250 mm.

Die Bestimmung des Nahe- und Fernpunkts nennt man Optometrie. Die bequemste Methode besteht einfach in der Erkennung der Gegenstände, für den Nahepunkt parallele Linien oder Schriftproben; doch muss die Grösse der letzteren der Entfernung angepasst werden. Der Scheiner'sche Versuch (sowie die oben erwähnten analogen Erscheinungen) bietet ferner ein gutes Mittel, da der Gegenstand diesseits des Nahepunkts und jenseits des Fernpunkts doppelt erscheint (Stampfer's Optometer). Eine sagittale Linie, durch 2 Löcher betrachtet, erscheint als zwei Linien, welche sich in dem Punkte, für welchen das Auge eingestellt ist, kreuzen (Th. Young). Endlich kann man mit dem Augenspiegel indirekt den Brechzustand des Auges und daraus die gesuchten Punkte ermitteln (s. unten sub 8).

Früher glaubte man, dass die Einstellung des Auges in der Ruhe eine mittlere sei, dass es demnach zwei aktive Akkommodationsarten

gebe, eine positive für die Nähe und eine negative für die Ferne. Folgende Gründe sprechen jedoch dafür, dass es nur Eine Richtung der aktiven Akkommodation giebt: 1. beim plötzlichen Oeffnen der lange geschlossen gewesenen Lider ist das Auge für die Ferne eingerichtet (VOLKMANN); 2. das Sehen in die Ferne ist nicht mit dem Gefühl der Anstrengung verbunden, wie das für die Nähe; 3. Atropin, welches den Akkommodationsapparat lähmt, bewirkt eine unveränderliche Einstellung für die weiteste Ferne; gäbe es einen negativen Akkommodationsapparat, so müsste man die unwahrscheinliche Annahme machen, dass dieser gleichzeitig mit der Lähmung des positiven in tetanische Anstrengung versetzt würde (DONDERS); 4. auch bei neurotischen Lähmungen des Akkommodationsapparates (durch Oculomotoriuslähmung, s. unten) tritt stets Akkommodation für die Ferne ein, dagegen kennt man keine Lähmungszustände mit Akkommodation für die Nähe.

Der Ruhezustand des Auges ist also die Einstellung desselben auf den Fernpunkt, es giebt folglich nur eine einzige Richtung der Akkommodation, nämlich diejenige für die Nähe. Im ruhenden emmetropischen Auge liegt folglich der Brennpunkt in der Netzhaut, und die Akkommodation verschiebt ihn, wie unten gezeigt werden wird, nach vorn.

Die Bestimmung des Fernpunkts ist also zugleich eine Bestimmung des Refraktionszustandes des Auges, d. h. der optischen Verhältnisse des ruhenden Auges; sie giebt Aufschluss, ob der Brennpunkt wirklich in der Netzhaut liegt oder nicht. Die Lage des Nahepunkts hängt dagegen ausser von der Refraktion auch von der Leistungsfähigkeit des Akkommodationsapparates ab. Die letztere lässt sich offenbar durch eine dem brechenden Apparat hinzugefügte Konvexlinse (Akkommodationslinse) ersetzen und ausdrücken (DONDERS). Diese Linse L (Fig. 117) bewirkt also, dass die vom Nahepunkt N ausgehenden Strahlen in dieselbe

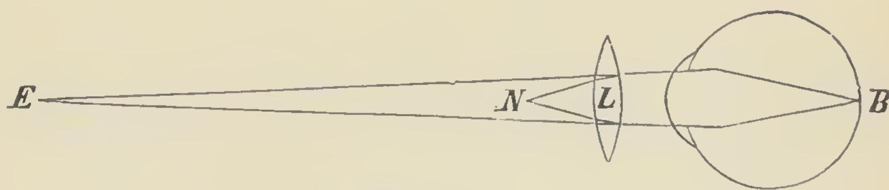


Fig. 117.

Bahn einlenken, welche die vom Fernpunkt E ausgehenden ohne Akkommodationslinse haben; oder mit anderen Worten: Der Fernpunkt ist das durch die Akkommodationslinse gelieferte virtuelle Bild des Nahepunktes. Sind E und N zugleich die Abstände des

Fern- und Nahepunkts vom Auge und A die Brennweite der Akkommodationslinse, so ergiebt sich also aus Gl. 29 p. 539:

$$\frac{1}{A} = \frac{1}{N} - \frac{1}{E}.$$

Für das emmetropische Auge, wo $E = \infty$, ist also $A = N$, oder die Akkommodationslinse entsprechend 8—10 Dioptrien.

b. Die Ametropie.

In vielen Augen liegt der Brennpunkt in der Ruhe nicht in der Netzhaut, sondern, wegen abnormer Länge oder Kürze der Augenaxe, vor der Retina (Myopie) oder hinter derselben (Hypermetropie). Der Fernpunkt myopischer Augen liegt daher abnorm nahe, der Fernpunkt hypermetropischer Augen ist dagegen ein virtueller, hinter dem Auge liegender Punkt, d. h. konvergent auffallende Strahlen werden in der Netzhaut vereinigt, und um parallel auffallende in der Netzhaut zu vereinigen, d. h. die unendliche Ferne deutlich zu sehen, muss schon eine Akkommodationsanstrengung gemacht werden. Bei normaler Leistungsfähigkeit des Akkommodationsapparats muss nun offenbar auch der Nahepunkt bei Myopischen abnorm nahe, bei Hypermetropischen aborm entfernt sein. Daher sind myopische Augen kurzsichtig, hypermetropische weitsichtig.

Myopische und hypermetropische (ametropische) Augen müssen ihren für die Lage der Netzhaut zu starken oder zu schwachen Brechzustand durch ein vor das Auge gesetztes Brillenglas korrigiren; dasselbe muss natürlich im ersten Falle konkav, im zweiten konvex sein. Die Brennweiten der zur Korrektion der Ametropie erforderlichen Linsen ergeben sich auf gleichem Wege wie die der Akkommodationslinse (s. oben). Ist E die Entfernung des Fernpunkts, welche normal ∞ sein soll, so wird die Brennweite $\pm \Phi$ der korrigirenden Brille durch die Gleichung bestimmt:

$$\frac{1}{\infty} - \frac{1}{E} = \frac{1}{\Phi} \text{ oder } \Phi = -E.$$

Beim hypermetropischen Auge hat E einen negativen, Φ also einen positiven Werth. Die Brechkraft $1/\Phi$ (in Dioptrien) ist der bequemste Ausdruck für den Grad der Myopie oder Hypermetropie. Die Nahepunktsentfernung N eines unkorrigirten ametropischen Auges ergiebt sich, wie man leicht einsieht, aus der Gleichung (A ist die Brennweite der Akkommodationslinse):

$$\frac{1}{N} = \frac{1}{A} - \frac{1}{\Phi}.$$

Unter Wasser ist das menschliche Auge enorm hypermetropisch, weil die

Wirkung der ersten brechenden Fläche ganz fortfällt (vgl. p. 527); beim Fischauge ist dies durch die starke Krümmung der Krystalllinse kompensirt. Zum deutlichen Sehen unter Wasser ist eine Konvexbrille oder (DUDGEON) eine aus Uhrgläsern und einem Rohr zusammengesetzte konkave Luftlinse erforderlich, welche letztere zugleich in der Luft das Sehen nicht hindert. Die p. 541 berechnete Brennweite der Linse für sich in den Augenflüssigkeiten (43,707 mm; entsprechend 22,9 Dioptrien) ist zugleich die des Auges unter Wasser; die korrigirende Konvexbrille müsste also im Wasser 27,9 Dioptrien haben (vgl. p. 542).

c. Der Mechanismus der Akkommodation.

Die objektiven Veränderungen bei der Akkommodation bestehen in einer Vorwölbung der vorderen Linsenfläche (CRAMER) und in einer Verengerung der Pupille. Die letztere ist ohne Weiteres sichtbar, die erstere am besten durch die Spiegelbildchen der drei brechenden Flächen (p. 527 f.), bei seitlich aufgestelltem leuchtenden Objekte (PURKINJE, SANSON); das mittlere, grösste und verwaschenste derselben, welches von der vorderen Linsenfläche herrührt, verkleinert sich bei der Akkommodation für die Nähe und nähert sich dem ersten, von der Hornhaut gebildeten, woraus man schliesst, dass die vordere Linsenfläche sich stärker krümmt und nach vorn bewegt. Zur genaueren ophthalmometrischen Messung der Veränderung ist es zweckmässig, zwei helle Quadrate als Objekt zu nehmen (HELMHOLTZ). Fig. 118 stellt die Bilder derselben dar, *A* für Ruhe, *B* für den akkommodirten Zustand (*a* Hornhautbild, *b* vorderes, *c* hinteres Linsenbild). Auch die hintere Linsenfläche krümmt sich ein wenig stärker. Die Vorwölbung der Linse lässt sich auch an der Iris, deren Pupillarrand jener direkt aufliegt, durch das Vordrängen derselben bei strenger Profilbetrachtung des akkommodirenden Auges nachweisen, und ebenso durch die Ortsveränderung der kaustischen Linie, welche ein seitlich aufgestellter Lichtpunkt durch die schiefe Brechung an der Hornhaut auf die gegenüberliegende Irishälfte wirft, und welche sich beim Akkommodiren dem Ciliarrande nähert (HELMHOLTZ).

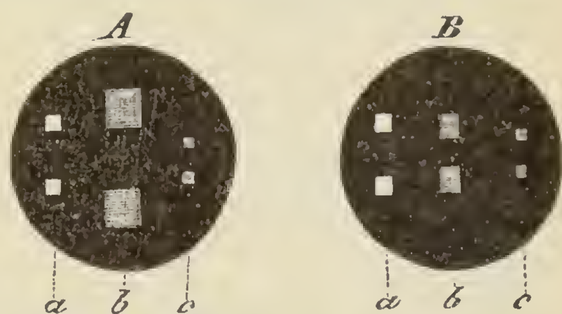


Fig. 118.

Verlagerung der Netzhaut, etwa durch Kompression des Bulbus mittels der äusseren Augenmuskeln (also ein Akkommodationsmodus, welcher dem des Photographen an der Kamera entsprechen würde), ist sicher nicht an der Akkommodation betheiligt, da die letztere durch Mangel der äusseren Augenmuskeln nicht gestört wird. Die Pupillen-

verengerung kann nicht das Wesentliche des Akkommodationsaktes sein, da sie keine Wirkung auf die Lage des Bildes haben kann, auch die Akkommodation vor der Verengerung eintritt (DONDERS), und bei Mangel oder Spaltung der Iris nicht gestört ist, während sie bei Mangel der Linse durchaus fehlt (YOUNG, DONDERS). Der Sinn der Pupillenverengerung ist vermuthlich darin zu suchen, dass bei einer stärker gewölbten Linse die sphärische Abweichung grösser wird und daher eine umfangreichere Abblendung der Randstrahlen erforderlich ist. Der eigentliche akkommodirende Akt ist also die Formveränderung der Linse, und der Effekt derselben im Sinne der Verkleinerung der Brennweiten ergiebt sich auch sogleich, wenn man die Kardinalpunkte für das ruhende und das akkommodirte Auge berechnet (s. nachstehende Tabelle).

Kardinalpunkte für Ruhe und Akkommodation, nach HELMHOLTZ.

(Negatives Vorzeichen bedeutet Lage vor der Hornhaut.)	Ruhend (p. 529, 541)	Akkommodirt
Ophthalmometrisch gefunden:		
Krümmungsradius der Hornhaut	8	8
„ „ vord. Linsenfläche	10	6
„ „ hint. „	6	5,5
Ort der vord. Linsenfläche	3,6	3,2
„ „ hint. „	7,2	7,2
Daraus berechnet (p. 540):		
Ort des 1. Hauptpunktes	1,9403	2,0330
„ „ 2. „	2,3563	2,4919
„ „ 1. Knotenpunktes	6,957	6,515
„ „ 2. „	7,373	6,974
„ „ 1. Brennpunktes	—12,918	—11,241
„ „ 2. „	22,231	20,248
Erste Brennweite	—14,858	—13,274
Zweite „	19,875	17,756

Die akkommodative Veränderung der Linse geschieht durch den Ciliarmuskel oder BRÜCKE'schen Muskel, welcher aus meridianalen und cirkulären Fasern besteht. Die ersteren, welche die Hauptmasse bilden, entspringen vorn von der Umschlagsstelle der Membrana Descemetii, da wo sie von der Kornea auf die Iris übergeht (Lig. iridis pectinatum) und setzen sich an die Processus ciliares der Chorioidea an; die unbedeutenden cirkulären Fasern, welche nach innen von den ersteren im vordersten Theile des Muskels liegen, umgeben den Rand der Linse. Die radiären Fasern ziehen für sich den vorderen Rand der Chorioidea nach vorn; nach einer sehr wahrscheinlichen Annahme (HELMHOLTZ) wird hierdurch die Zonula Zinnii, deren Spannung in der Ruhe den Linsenrand nach hinten und aussen zieht, also die Linse abflacht (die

Linse ist nach dem Ausschneiden stärker gewölbt als im Auge), durch Näherung ihrer hinteren Insertion an die vordere abgespannt und somit ein Dickerwerden der Linse bewirkt.

Während diese Theorie den Cirkulärfasern keine wesentliche Rolle zuschreibt, sind sie nach einer anderen (Schön) der Hauptfaktor. Linse und Glaskörper sind in eine aus der Lamina suprachorioidea, dem Ciliarmuskel, der Zonula und der derben vorderen Linsenkapsel gebildete Kapsel prall eingeschlossen; die Spannung wird durch tonische Kontraktion der Meridianfasern, deren Sehnen gleichsam die Lamina suprachorioidea darstellt, unterhalten; in der Gegend des Linsenrandes wird diese Kapsel von den Cirkulärfasern des Ciliarmuskels sphinkterartig umspannt. Kontraktion dieser Fasern schnürt hier die Gesammtkapsel ein, und macht dadurch den vorderen Theil, dem die vordere Linsenfläche aufgedrückt ist, stärker konvex. — Neuerdings wird behauptet (Tscherning), dass Zug der Zonula nicht die Linse abplattet, sondern, weil die äusseren Schichten nachgiebiger sind, ein Hervortreten des resistenten stark gekrümmten Kerns, und somit stärkere Krümmung in der Mitte bewirkt; nur die peripherischen Theile zeigen nachweisbare Abplattung. Hiernach müsste die Zonula bei der Akkommodation sich anspannen, was schwer begreiflich ist. Auch soll die Abspannung derselben durch Schlottern der Linse bei Physostigminwirkung (s. unten, 7 b, β) direkt nachweisbar sein (Hess).

Fig. 119 zeigt einen Durchschnitt des vorderen Augentheils, links für die Ferne, rechts für die Nähe eingestellt.

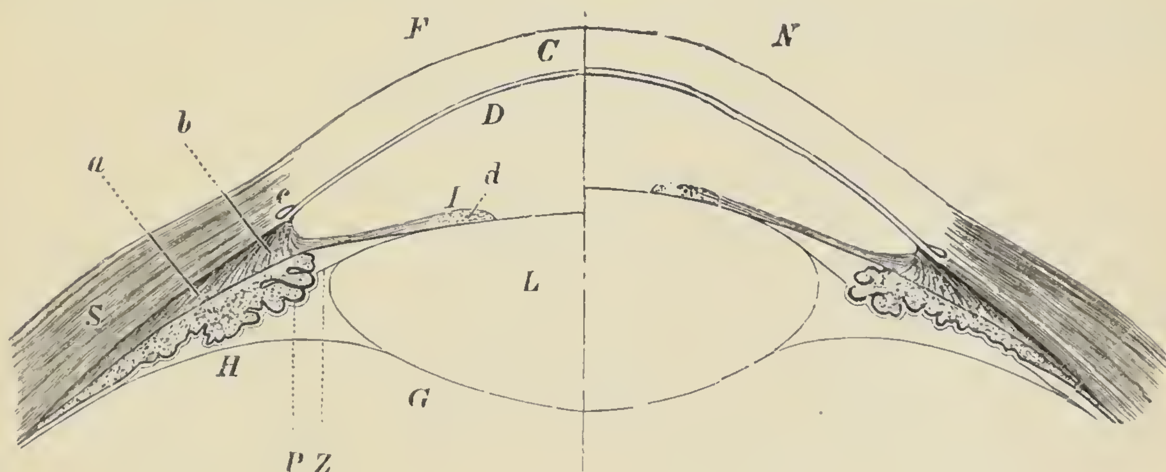


Fig. 119.

C Kornea, S Sklera, I Iris, L Linse, G Glaskörper, D Membrana Descemetii, P Processus ciliares, H Hyaloidea, Z Zonula Zinnii, a radiäre, b cirkuläre Fasern des Ciliarmuskels, c Canalis Schlemmii, d Sphincter iridis.

Die Geschwindigkeit der Akkommodation ist ziemlich gering. Nach der Mehrzahl der Beobachter erfolgt die Einstellung für die Ferne schneller als für die Nähe (Vierordt, Aeby u. A.), d. h. die Erschlaffung des Akkommodationsapparats erfolgt schneller als die Anspannung. Nach Anderen (Schmidt-Rimpler) soll die Akkommodation für den Konvergenzpunkt beider Sehaxen am schnellsten erfolgen, sei es von näherer oder fernerer Einstellung aus. Die Einstellung für den Nahepunkt erfordert etwa 1,6, die für den Fernpunkt etwa 0,8 Sekunden; die Pupillenveränderung braucht mehr Zeit als die Akkommodation selbst (Angelucci & Aubert).

Die Nervenfasern für den Akkommodationsapparat liegen in den Nervi ciliares, deren Reizung bei Thieren Vorwölbung der Linse hervorbringt; sie stammen aus dem Oculomotorius, und haben ein Centrum in den Vierhügeln (Hensen & Völckers).

Zwischen den Nerven für die Akkommodation, die Iris und die äusseren Augenmuskeln besteht ein centraler Konnex, wie das Verhalten der Pupille bei der Akkommodation zeigt; ferner ist mit Rotation der Bulbi nach innen Verengerung der Pupillen und unwillkürliche Akkommodation für die Nähe verbunden (Czermak). Ausserdem lähmt peripherisch das Atropin zugleich mit dem Sphinkter iridis auch die Akkommodation, umgekehrt bewirkt Physostigmin (Kalabar-Bohne) Verengerung der Pupille und krampfhafte Akkommodation für die Nähe.

Mit zunehmendem Alter (schon vom 15. Jahre an, Mac-Gillavry) nimmt das Akkommodationsvermögen ab, vermuthlich durch Härterwerden der Linse (Donders); auch Abnahme der Refraktion (Presbyopie) stellt sich im Alter ein.

Bringt man eine Cylinderlinse (s. sub 9 d) vor das Auge, so wird das Sehen undeutlich wegen der verschiedenen Refraktion in den Meridianen; nach einiger Zeit aber sieht man wieder scharf; es scheint also die Akkommodation nach Meridianen verschieden erfolgen zu können, wohl durch Partialwirkungen des M. ciliaris (Dobrowolsky, Ahrens, Michel u. A., bestritten von Hess).

7. Die Iris und die Pupille.

a. Muskeln und Nerven der Iris.

Als Diaphragma zur Abblendung der Randstrahlen, analog den Diaphragmen optischer Linseninstrumente, sowie zur Regulirung der ins Auge dringenden Lichtmenge, dient die Iris mit ihrer centralen Oeffnung, der Pupille. Die Weite der letzteren wird bestimmt durch den Kontraktionszustand der beiden antagonistischen Irismuskeln, des Sphinkter und Dilatator pupillae. Ersterer bildet eine Ringfaserschicht um die Pupille, letzterer hat radial gerichtete Fasern; jener ist vom Oculomotorius, dieser vom Halssympathicus abhängig (Näheres s. unten). Werden beide Muskeln, oder ihre Nerven, gleich stark gereizt, so überwiegt der Sphinkter, so dass sich die Pupille verengt. Sie verengt sich ferner bei Durchschneidung des Sympathicus am Halse und erweitert sich bei Durchschneidung des Oculomotorius. Man muss also annehmen, dass beide antagonistische Muskeln durch beständige centrale Erregung ihrer Nerven tonisch kontrahirt sind.

Die Existenz des Dilatator ist anatomisch von Einigen angefochten (Grünhagen, Eversbusch u. A.), und man hat demgemäss versucht, die Wirkung der Sympathicusreizung, der Dyspnoe etc. auf vasomotorische Wirkungen zurückzuführen,

da sie den übrigen Gefässwirkungen ziemlich parallel gehen, und der Verlauf der Irisgefässe dieser Ansicht günstig scheint. Indess tritt bei Sympathicusreizung die Pupillenerweiterung nicht gleichzeitig mit der Gefässkontraktion am Auge, und auch bei entbluteten Thieren (Jessop) ein, und der Verlauf der auf die Gefässe des Auges wirkenden Fasern ist zum Theil verschieden von dem der pupillenerweiternden: ein Theil der letzteren verläuft nicht im Grenzstrang, sondern mit der Vertebralarterie (Bernard, François-Franck, bestritten von Guillebeau & Luchsinger); endlich macht lokal beschränkte, direkte Reizung am Irisrande lokale Erweiterung (Bernstein & Dogiel u. A.), auch nach Excision des den Sphinkter enthaltenden Theiles (Heese: Langley & Anderson).

Nicht völlig aufgeklärt ist die Betheiligung des Trigeminus an der Pupilleninnervation. Seine Durchschneidung macht eine vorübergehende Erweiterung und dann Verengerung; diese Erfolge sind von der Integrität des Oculomotorius unabhängig. Erstere muss ohne Zweifel als Folge von Reizung betrachtet werden. Die Verengerung rührt grösstentheils davon her, dass die Sympathicusfasern durch Vermittelung des Gangl. Gasseri in der Bahn des Trigeminus dem Auge zugeführt werden; jedoch bewirkt nach vielen Autoren (Bernard, Schiff u. A.) auch Reizung des Trigeminus an seinem Ursprung Erweiterung (bestritten von Braunstein), so dass ihm neben dem Sympathicus dilatirende Fasern zugeschrieben werden. Manche schreiben ihm auch verengernde Fasern zu, worauf einige Beobachtungen nach Lähmung des Oculomotorius zu deuten scheinen (Schiff, v. Gräfe); auch der Abducens enthält zuweilen verengernde Fasern (Adamük).

Die nächsten cerebrospinalen Centra der Iris liegen für die Verengerungsnerven am Boden des 3. Hirnventrikels, dicht am Aquaeductus Sylvii (vgl. p. 428), für die Erweiterungsnerven im Centrum ciliospinale (p. 422), auf welches aber Kopfmark (Schiff), Vierhügel (Hensen & Völckers) und andere Hirntheile einwirken.

Die Oculomotoriusfasern treten durch das Gangl. ciliare zu den Ciliarnerven. Das Ganglion unterbricht beim Absterben die Erregungsleitung, seine Zellen scheinen also in die Bahn eingeschaltet zu sein (Langendorff, vgl. p. 472). Die Sympathicusfasern entspringen bei Säugern aus dem 7.—8. Cervikal- und 1.—2. Dorsalnerven, beim Frosche hauptsächlich aus dem 3. Spinalnerven; sie gehen zum 1. Brustganglion, durch den vorderen Ast der Ansa Vieussenii zum unteren Halsganglion, durch den Halsstrang zum oberen Halsganglion, dann zum Gangl. Gasseri und durch den 1. Trigeminusast (Nasociliaris) ohne Vermittlung des Gangl. ciliare zu den N. ciliares longi (Jegorow, Schipiloff, Braunstein).

Gewisse Erscheinungen deuten darauf, dass in der Iris selbst noch ganglióse Centra enthalten sind, welche die Vermittlung zwischen Nerven und Muskeln bilden: vor Allem findet bei Fischen und Amphibien eine Verengerung der Pupille durch Licht auch an der ausgeschnittenen Iris statt (Brown-Séquard), besonders nach längerer Aufbewahrung im Dunkeln (Steinach); ferner geschieht

die Wirkung der Mydriatica und Myotica (p. 553) bei lokaler Applikation auch nach Aufhebung des centralen Sphinktertonus, z. B. nach Durchschneidung des Ganglion ciliare (Hensen & Völckers), ja am ausgeschnittenen Auge (de Ruyter). Wenn kein Dilatator vorhanden ist, könnte die Sympathicuswirkung auf Hemmung dieser Centra beruhen.

Bei Vögeln hat die Iris quergestreifte Muskulatur und ist willkürlich beweglich. Die verengernden Nervenfasern verlaufen im Oculomotorius, die erweiternden nicht im Sympathicus, sondern im Trigeminus (Zeglinski). Jedoch werden auch erweiternde Wirkungen des Sympathicus behauptet (Grünhagen).

b. Physiologisches Verhalten der Pupille.

α) Beziehungen zum Auge selbst.

1. Die Pupille verengt sich reflektorisch, wenn Licht in das Auge fällt, und um so stärker, je intensiver das Licht, und je grösser die beleuchtete Netzhautfläche ist. Hierdurch wird die Beleuchtung der Retina einigermassen regulirt. Die Verengerung beginnt etwa 0,4—0,5 sek. nach dem Lichteinfall und erreicht in etwa 0,1 sek. ihr Maximum (Listing, Arlt jun.). Auch blosse Momentanbeleuchtung zieht den Reflex nach sich (v. Vintschgau). Die Verengerung tritt auch ein bei centraler Reizung des Opticusstammes (Mayo), und bleibt aus nach Durchschneidung des Oculomotorius. Ueber binokularen Reflex s. sub IV. 3. Der Sphinktertonus ist reflektorische Wirkung des Opticus, nach dessen Durchschneidung diejenige des Oculomotorius nicht mehr erweiternd wirkt (Knoll). In vollständiger Dunkelheit ist, wie photographische Versuche mit Momentanbeleuchtung lehren, die Pupille enorm weit (Cl. du Bois-Reymond).

2. Bei der Akkommodation für die Nähe verengt sich die Pupille durch Oculomotoriuserregung (über die Zeit s. p. 549).

3. Drehung des Bulbus nach innen bewirkt Pupillenverengerung, ebenfalls durch assoziirte Erregung des Oculomotorius.

β) Beziehungen zu anderen Funktionen.

1. Im Schlafe sind die Pupillen verengt; es ist streitig, ob dies auf Reizung des Oculomotorius oder auf Nachlass des Dilatatortonus beruht. Die Reaktion auf Licht ist im Schlafe erhalten.

2. Erregung sensibler Nerven bewirkt reflektorisch eine Pupillenerweiterung (Bernard, Westphal; nach Foà & Schiff genügt schon der schwächste Tasteindruck).

3. Starke Muskelanstrengungen (namentlich starke In- und Exspirationen) sind mit Pupillenerweiterung verbunden (Romain-Vigouroux). Ausserdem bemerkt man in der Norm bei jedem Pulse eine sehr geringe Verengerung, ebenso bei jeder Exspiration;

überhaupt scheint jeder Blutzufluss zur Iris eine Verengerung zu bewirken; so erklärt sich auch die bei Abfluss des Humor aqueus eintretende Pupillenverengerung (Hensen & Völckers).

4. Während der Dyspnoe ist eine Pupillenerweiterung vorhanden, die mit dem Eintritt der Asphyxie vorübergeht. Dieselbe bleibt auf einer Seite aus, oder ist wenigstens viel schwächer, wenn der Sympathicus derselben durchschnitten ist.

5. Zahlreiche Gifte bewirken, sowohl bei Einführung in das Blut als bei örtlicher Applikation, Veränderungen der Pupille. Erweiternd wirken die sog. Mydriatica, deren hauptsächlichstes das Atropin ist, verengend die sog. Myotica, namentlich Physostigmin, Nikotin, Muskarin, Morphin. Die mydriatischen Gifte machen zugleich permanente Einstellung des Auges auf den Fernpunkt, und die myotischen permanente Einstellung auf den Nahepunkt, d. h. erstere bewirken Lähmung und letztere Krampf des Akkommodationsapparats. Es ist nachgewiesen, dass die Wirkung der Mydriatica und Myotica hauptsächlich oder ausschliesslich auf Lähmung resp. Reizung der Nervenenden im Sphinkter und im Ciliarmuskel beruht. Bei Vögeln ist Atropin ohne Wirkung (Kieser).

8. Die Reflexion im Auge und der Augenspiegel.

Das Pupillenfeld eines Auges erscheint stets völlig schwarz, d. h. das beobachtende Auge empfängt aus dem beobachteten kein reflektirtes Licht. Eine scheinbare Ausnahme machen die albinotischen Augen, deren Pupillenfeld roth aussieht: dies rührt aber nur von dem durch die Sklera und die pigmentlose Chorioidea eindringenden Lichte her, denn die Pupille wird schwarz, wenn man dies Licht durch einen vor das Auge gestellten Schirm (mit einer Oeffnung von der Grösse der Pupille) abblendet (Donders). Die Ursache der Dunkelheit des Pupillenfeldes liegt theils in der Absorption des auf die Netzhaut fallendes Lichtes durch das schwarze Pigment hinter derselben, theils darin, dass der nicht absorbirte Antheil sich so verhalten muss, als ob die Netzhaut Licht aussendete; die von einem Netzhautpunkt ausgehenden Strahlen müssen sich aber in der zur Netzhaut konjugirten äusseren Fläche vereinigen. Bildet sich die Lichtquelle, etwa eine Flamme, in der Netzhaut scharf ab, so ist sie selbst zur Netzhaut konjugirt und das reflektirte Licht kehrt daher zur Lichtquelle zurück.

Ein kleiner Theil des ins Auge fallenden Lichtes (bei axialer Richtung etwa 3 pCt., Tscherning) gelangt überhaupt nicht zur Netzhaut, wegen der schon mehrfach erwähnten Reflexionen an den brechenden Flächen.

Befindet sich die Pupille des Beobachters in dem Felde der reflektirten Strahlen, so muss das Pupillenfeld des beobachteten Auges erleuchtet erscheinen. Dies lässt sich auf zwei Arten erreichen: 1. (BRÜCKE) Der Beobachtete A (Fig. 120) ist für das Licht L nicht akkommodirt, so dass auf seine Netzhaut ein Zerstreuungskreis $a\,b$ fällt; dieser Zerstreuungskreis sendet reflektirtes Licht nach aussen in Gestalt eines durch den Knotenpunkt K gehenden Kegels cKd; ein beobachtendes Auge B, dicht neben dem Licht und gegen dasselbe durch den Schirm S geschützt, befindet sich in diesem Kegel und sieht daher die Pupille von B roth erleuchtet. 2. (HELMHOLTZ) Wird zwischen B und A ein unbelegter oder mit einem kleinen Loche versehener Spiegel so aufgestellt, dass er das Licht einer seitlichen Lampe in das Auge A reflektirt, so wird ein Theil der aus A zurückkehrenden Strahlen, statt zur Flamme, in das Auge B gelangen, und auch so erscheint die Pupille A roth erleuchtet (Augenspiegel). Die rothe Farbe rührt von der Blutcirkulation der Netzhaut her.

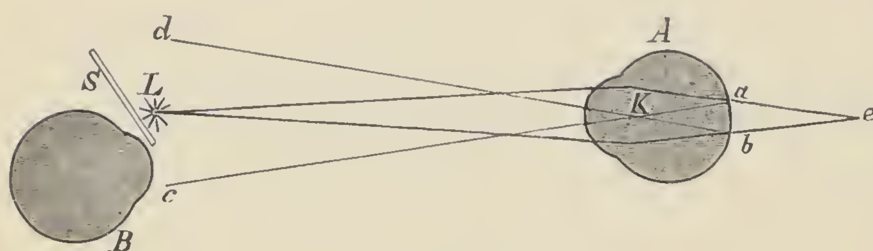


Fig. 120.

Der Augenspiegel findet eine wichtige Anwendung zur Beobachtung der Netzhaut im lebenden Auge (HELMHOLTZ). Hierzu ist aber nicht allein erforderlich, dass das von A reflektirte Licht in das Auge B gelangt, sondern auch, dass die Netzhaut A sich auf der Netzhaut B abbildet. Ohne Weiteres findet dies statt, wenn beide Augen emmetropisch und in Akkommodationsruhe sind; die von der Netzhaut A kommenden Strahlen sind dann parallel und vereinigen sich in der Netzhaut B. Etwas Aehnliches würde stattfinden, wenn das eine Auge myopisch und das andere zufällig in entsprechendem Grade hypermetropisch wäre, oder wenn in einem oder beiden Augen Akkommodation zu Hülfe käme. Allgemein aber ist die Forderung nur mit Hülfe von Linsen erfüllbar, entweder mit einer Konvexlinse (Fig. 121), in welchem Fall die beobachtete Netzhaut reell und verkehrt erscheint, oder mit einer Konkavlinse (Fig. 122), welche ein virtuelles aufrechtes Bild der Netzhaut liefert.

In Fig. 121 und 122 stellt A das beobachtete und B das beobachtende Auge dar, L die Hilfslinse. Der Augenspiegel SS (konkav behufs grösserer Lichtstärke)

und seine Lampe F sind nur angedeutet. Der Hintergrund ab der beobachteten Netzhaut bildet sich verkehrt und reell in $a'b'$ ab, d. h. in der zu ab konjugirten Ebene. Dies Bild ist nun für die eingeschaltete Linse L virtuelles Objekt (vgl. p. 540) und es entsteht das kleinere Bild $a''b''$, welches im Fall der Konvexlinse verkehrt und reell bleibt, im Fall der Konkavlinse sich umkehrt, also virtuell und aufrecht wird. Das Auge B muss sich in Sehweite vom Bilde $a''b''$ befinden, damit dieses sich auf dessen Netzhaut (in $a'''b'''$) abbilde. Befände sich das Auge B ohne Hilfslinse in Sehweite hinter dem Bilde $a'b'$, so würde es nur einen verschwindend kleinen Theil dieses sehr lichtschwachen Bildes wahrnehmen. In den Figuren ist ein centrales Strahlenbündel (von c aus) mit ausgezogenen Linien dargestellt, um die Orte der Bilder anzugeben, dagegen mit unterbrochenen Linien die von a ausgehenden Hauptstrahlen, um die Grösse der Bilder zu finden. — Durch Ausschaltung der Hornhaut mittels eines plan begrenzten Wasserbehälters kann man auch photographische Bilder des Augengrundes gewinnen (Gerloff).

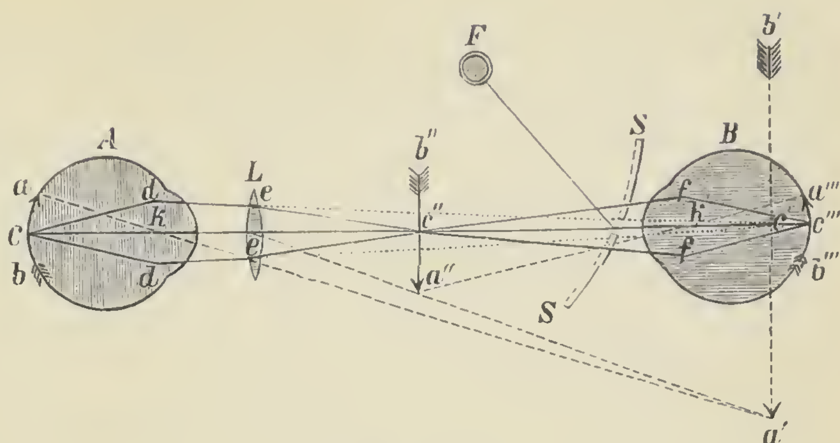


Fig. 121.

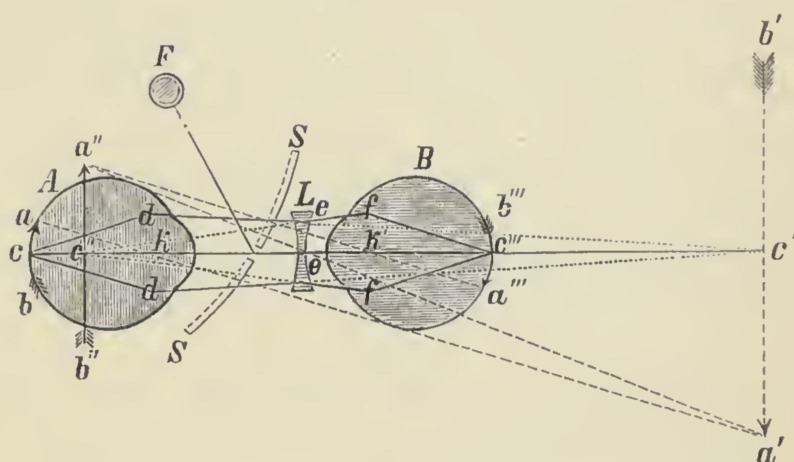


Fig. 122.

Der Augenspiegel kann auch zur Erkennung und Bestimmung der Ametropie dienen. Sind nämlich beide Augen auf ihren Fernpunkt eingestellt und das beobachtende emmetropisch, so ist die zum Erkennen des Netzhautbildes nöthige Konvex- oder Konkavlinse die zur Korrektion des beobachteten erforderliche und giebt also Sinn und Grad seiner Ametropie an (p. 546); ist auch das beobachtende Auge ametropisch, so muss dies in Berechnung gezogen oder korrigirt werden; stets sind im Falle des Erkennens die Fernpunkte beider Augen für die erforderliche Linse konjugirte Punkte.

Unter Skioskopie (fälschlich Skiaşkopie) nach Cuignet versteht man eine andere als die soeben beschriebene Anwendung des Augenspiegels zur Bestimmung

der Refraktion. Wird mittels eines Planspiegels Licht auf den Augenhintergrund geleitet, so wird ein von der Pupillenweite abhängendes kreisförmiges Netzhautfeld beleuchtet; dasselbe bildet sich in der zur Netzhaut konjugirten Ebene, d. h. bei ruhendem Auge in der Ebene des Fernpunktes ab, und das Bild bewegt sich in dieser Ebene nach oben, wenn der Spiegel nach unten gedreht wird. Die Pupille erscheint dann nicht mehr in ganzer Fläche roth, sondern ein Theil wird dunkel. Da nun die Bewegung in der Fernpunktsfläche als reelles Objekt gesehen wird, wenn sie vor dem Auge des Beobachters liegt, dagegen als virtuelles, wenn sie hinter demselben liegt, so erscheint im ersten Falle die Bewegung des Lichtscheins durch das Pupillenfeld der des Spiegels entgegengesetzt (nach oben), im zweiten gleichsinnig (nach unten). Sucht das beobachtende Auge den Ort auf, wo die Bewegung grade ihre Richtung ändert, so befindet es sich im Fernpunkt des beobachteten. Bei Emmetropen und Hypermetropen muss das beobachtete Auge durch eine Konvexlinse myopisch gemacht und dies in Rechnung gezogen werden.

Das von dem Pigmentepithel nicht absorbirte Licht, welches also reflektirt wird, macht trotzdem für das Sehen keine Störung; es muss also verhindert sein, andere Netzhautstellen zu treffen. Man erklärt sich dies durch folgende Theorie (Brücke): Vor jedem Punkte des Pigmentepithels befindet sich das Aussenglied eines Stäbchens oder Zapfens der Netzhaut; diese Gebilde sind aber stark lichtbrechend und von einander durch eine schwach lichtbrechende Substanz getrennt. Das von dem Netzhauthintergrund reflektirte Licht ist also durch totale Reflexion verhindert, in benachbarte Stäbchen überzugehen, und ist demnach genöthigt, nahezu ausschliesslich die zur Netzhautfläche senkrechte Richtung innezuhalten.

Viele Thiere besitzen an einem Theile ihrer Chorioidea eine blaugrün schillernde, stark reflektirende Fläche, deren Bedeutung unbekannt ist, das Tapetum; hier muss die vorstehende Einrichtung besonders wichtig sein. Die Augen dieser Thiere leuchten häufig im Dunkeln, jedoch nur durch Reflexion noch vorhandenen Lichtes. Im absolut dunklen Raum findet nie Leuchten statt (J. Müller). Der Nutzen des Tapetum wird in der nochmaligen Wirkung des reflektirten Lichtes gesucht, ist aber hiermit vermuthlich nicht erschöpft.

9. Der Grad der Vollkommenheit des dioptrischen Apparats.

a. Der Grad der Achromasie.

Weisses Licht wird bekanntlich durch die Brechung in seine farbigen Komponenten zerlegt, weil diese verschiedene Brechbarkeit besitzen. Geht daher von einem Objektpunkte weisses Licht aus, so muss derselbe im Auge statt eines einzigen eine Reihe von hinter einander liegenden Bildpunkten haben, der vorderste für die brechbarsten (violetten), der hinterste für die am wenigsten brechbaren (rothen) Strahlen. Das Auge kann daher für einen weissen Punkt nie vollkommen akkommodirt sein: fällt z. B. der Bildpunkt der violetten Strahlen in die Retina, so erscheinen die übrigen Farben in koncentrischen Zerstreuungskreisen, die um so grösser sind, je weiter die Farbe vom Violet entfernt ist; da sich nun in der Mitte alle Zerstreuungskreise und der violette Punkt decken, so entsteht ein weisser Punkt mit farbigen Rändern. Ebenso muss jeder weisse Gegenstand weiss mit far-

bigen Rändern erscheinen, da die farbigen Zerstreuungsbilder sich bis auf die Ränder sämmtlich decken. Akkommodirt man für eine mittlere Farbe, etwa Grün, so entstehen zwei Reihen von farbigen Zerstreuungskreisen, diese decken sich auch an den Rändern zum Theil so, dass komplementäre Farben auf einander fallen, so dass auch die Ränder grösstentheils weiss erscheinen. Letzterer Umstand trägt dazu bei, dass wir die farbigen Ränder beim gewöhnlichen Sehen nicht wahrnehmen; dieselben sind überhaupt wegen des geringen Dispersionsvermögens der Augenmedien (etwa gleich dem des destillirten Wassers, Helmholtz) nur unbedeutend, und verschwinden vollends gegenüber dem stärkeren weissen Lichteindruck der Mitte; möglicherweise wirkt auch die Zusammenstellung der verschiedenen Linsenschichten (p. 526) etwas achromatisirend, analog den Flint- und Crownglas-Linsen der optischen Instrumente. — Um die farbigen Ränder deutlich wahrzunehmen, muss man, wie aus Obigem hervorgeht, nicht für eine mittlere, sondern für eine extreme Farbe (Roth oder Violet) akkommodiren; noch leichter und sicherer erreicht man dasselbe wenn man gar nicht für den Gegenstand selbst akkommodirt. Weisse Felder erscheinen daher bei zu ferner Akkommodation mit einem schwach rothgelben, bei zu naher mit einem blauen Rande; ein durch ein rothviolettes Glas gesehener Lichtpunkt erscheint bei Akkommodation für die rothen Strahlen roth mit violettem Zerstreuungskreis, im anderen Falle umgekehrt. Ferner sieht man die Chromasie des Auges sehr leicht, wenn man die Pupille mittels eines Papierblatts grossentheils verdeckt (Helmholtz): Es sei W (Fig. 123) ein weisser Punkt und v sein violetter, r sein

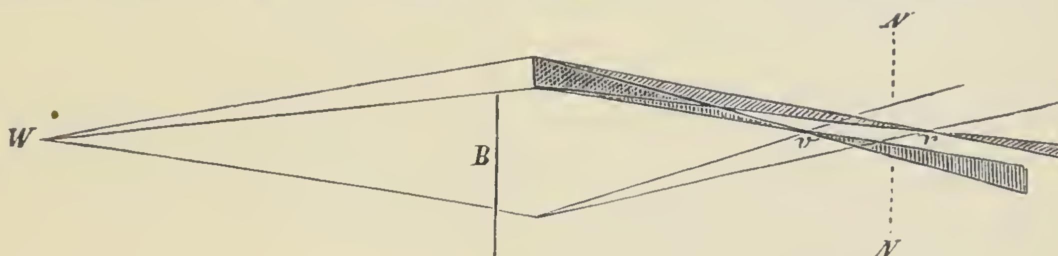


Fig. 123.

rother Bildpunkt; wird jetzt durch den Schirm B der Strahlenkegel grossentheils weggenommen, so dass nur der oberste Theil wirksam bleibt, so ist der vertikal schraffirte Theil der violette, der schräg schraffirte der rothe Antheil der Strahlen; die Netzhaut NN empfängt also, wie sie auch liege, farbige Zerstreuungsbilder, die sich nicht decken, sondern wie im Spektrum auf einander folgen, also im Falle der Figur oben roth, dann gelb, grün etc., unten violet. Im Gesichtsfelde ist natürlich die Lage umgekehrt (s. unten); jeder leuchtende Punkt erscheint als ein nach oben violettes, nach unten rothes Spektrum. Daher zeigt ein dem Rande des bedeckenden Blattes B paralleler weisser Streifen nach der Seite hin, von der die Bedeckung der Pupille erfolgt, einen rothgelben, nach der andern einen blauvioletten Rand, oder allgemeiner: die Grenze zwischen Schwarz und Weiss erscheint gelblich, wenn die Bedeckung der Pupille vom Schwarz her erfolgt, bläulich, wenn vom Weiss her (Helmholtz). Die Farbenzerstreuung im Auge lässt sich auch dadurch nachweisen, dass ein galvanisch glühender Platindrahtring durch ein enges Loch betrachtet, aussen mit rothen, innen mit blauviolettem Rande erscheint; es wirken hier ebenfalls nur die Ränder der brechenden Flächen (Tumlirz).

Aus dem oben Gesagten ergiebt sich auch, dass der Bereich des deutlichen Sehens für verschiedene Farben verschieden ist. Offenbar muss Nahe- und Fern-

punkt für violettes Licht bedeutend näher liegen, als für rothes; man kann dies daran erkennen, dass man, um Punkte verschiedener Farbe, bei gleichem Abstand, durch ein Fernrohr deutlich zu sehen, das letztere verschieden einstellen muss, z. B. für die Spektrallinien im Roth und Violet (Fraunhofer). Rothe Flächen endlich erscheinen näher als in gleicher Ebene befindliche blaue, weil das Auge für erstere stärker akkommodiren muss und daraus (s. unten) auf grössere Nähe urtheilt (Brücke).

b. Der Grad der Aplanasie.

Der Satz von der Homocentrizität der Strahlenbündel (p. 531) gilt nur für sehr kleine Einfallswinkel; bei umfangreichen Strahlenbündeln schneiden sich die vom Mittelstrahl entfernteren nicht im Vereinigungspunkt der centralen Strahlen, sondern haben eine kürzere Brenn- oder Bildweite, so dass sie Zerstreuungskreise um den Bildpunkt verursachen. Vorrichtungen, in welchen diese Abweichung der Randstrahlen unschädlich gemacht ist, nennt man aplanatische. Am Auge vermuthet man einen ziemlichen Grad von Aplanasie wegen folgender Umstände (Helmholtz): 1. die Hornhautfläche ist nicht streng sphärisch, sondern stellt ein grossaxiges Rotationsellipsoid dar, indem die Krümmung von der Mitte nach dem Rande abnimmt; hierdurch muss die stärkere Brechung der Randstrahlen in gewissem Grade kompensirt werden; 2. in gleichem Sinne muss die Linsenschichtung wirken, da die Randstrahlen Substanz von geringerem Brechungsvermögen durchlaufen und durch die stärkst gekrümmten brechenden Flächen nicht hindurchgehen. Die Abblendung der Randstrahlen durch die Iris macht übrigens die Aberration ziemlich unschädlich.

Die im Pupillarfelde vorhandene Aberration beträgt etwa $1/2$—1 Dioptrie (Jackson). Sie lässt sich beobachten, indem man einen entfernten Lichtpunkt durch eine schwache plankonvexe Linse betrachtet, auf deren Planseite ein feines Gitter angebracht ist; dasselbe erscheint im Zerstreuungsbilde des Punktes zu Kurven verzogen („Aberroskop" von Tscherning).

c. Der Grad der Periskopie.

Für schief auffallende Strahlenbündel sind ebenfalls die Einfallswinkel so gross, dass sie sich nicht homocentrisch abbilden können. Ein unendlich dünnes, schief einfallendes Strahlenbündel bildet nach der Brechung ein System, welches keinen Vereinigungspunkt hat, sondern durch zwei Brennlinien hindurchgeht, welche zu einander und zum mittleren Strahl senkrecht stehen; der Abstand zwischen beiden Brennlinien heisst die Brennstrecke (Sturm). Je länger die Brennstrecke eines solchen (astigmatischen) Systems, um so weniger brauchbar ist das Bild, da jeder Bildpunkt in eine Linie verzerrt ist, deren Richtung von der Stellung der auffangenden Fläche abhängt. Im Allgemeinen ist die Astigmasie des Bildes dem Quadrate des Sinus der Incidenzschiefe proportional (Hermann). Im Vergleich mit anderen optischen Instrumenten ist nun die Periskopie, d. h. der Winkelbereich des brauchbaren Gesichtsfeldes (genauer: das Verhältniss zwischen Sinusquadrat des Incidenzwinkels und Astigmasie), beim Auge ungemein gross, und dieselbe Eigenschaft hat auch die Krystalllinse für sich (Hermann & Peschel, Rasmus & Wauer). Die Theorie ergiebt, dass die Linsenschichtung die Wirkung hat, die Periskopie sehr bedeutend zu vergrössern, d. h. für gegebene Incidenzschiefe die Brennstrecke kürzer zu machen, als bei einer homogenen Linse von gleicher Brennweite (Hermann, Matthiessen).

d. Die Asymmetrien der brechenden Flächen und Medien.

Auch abgesehen von der elliptischen Gestalt der meridianalen Hornhautdurchschnitte (s. oben) weicht die Hornhaut von der Kugelgestalt ab, sie ist nämlich in verschiedenen Meridianen verschieden stark gekrümmt, meist im vertikalen am stärksten, im horizontalen am schwächsten. Dies ist direkt durch die Spiegelbilder ophthalmometrisch nachweisbar (vgl. p. 528), bequemer durch die Spiegelung eines Systems koncentrischer Kreise, welche sich verzerrt abbilden (Placido). Wiederum macht dies das gebrochene Bündel astigmatisch, und zwar gehen hier die beiden Brennlinien (s. oben) durch die Brennpunkte der beiden Hauptmeridiane hindurch, also im angegebenen Falle hat das Auge statt eines Brennpunktes eine nähere horizontale und eine entferntere vertikale Brennlinie. Bei starkem Astigmatismus kann natürlich kein Gegenstand sich scharf abbilden, doch findet man leicht, dass die Verzerrung der Bildpunkte in gewissen Fällen wenig merklich wird, dass nämlich horizontale Linien sich gut abbilden, wenn die Netzhaut mit der vorderen Brennlinie zusammenfällt, vertikale, wenn mit der hinteren. Für horizontale Linien wäre also das Auge auch etwas kurzsichtiger als für vertikale, was für die meisten Augen zutrifft (Young, Donders, Knapp). Die Korrektion des Astigmatismus geschieht bei abnormen Graden durch cylindrische Brillengläser, deren krümmungslose Dimension man (im Falle des Konvexglases) nach dem stärkstgekrümmten Hauptmeridian orientirt; oder auch durch schiefgestellte Linsen (vgl. sub c).

Die vorstehende Abweichung wird als regelmässiger Astigmatismus bezeichnet; unregelmässigen Astigmatismus nennt man dagegen die Wirkung von regellosen Krümmungs- und Indexabweichungen im Auge; so hat die Hornhaut beständig kleine Unebenheiten (Thränen, Schleim etc.), die Linse hat vermöge ihrer radialen Faserung in verschiedenen Meridianen nicht denselben Index. In diesen Unregelmässigkeiten liegt der Grund, warum, namentlich im Zerstreuungsbilde, ein leuchtender Punkt nicht punktförmig, sondern sternförmig gesehen wird (Fixsterne; entfernte Lichter etc.), und warum Linien u. dgl. bei ungenauer Akkommodation zuweilen mehrfach erscheinen (Polyopia monophthalmica).

e. Der Grad der Centrirung.

Die Centrirung der brechenden Flächen ist eine nur annähernde, wie unten sub III. bei Bestimmung der Sehaxenlage gezeigt wird. Die nothwendige Folge unzureichender Centrirung ist wiederum eine Astigmasie der homocentrisch einfallenden Strahlenbündel, da ganz allgemein jedes solches Bündel, wenn es nicht senkrecht zu einer sphärischen Fläche oder einem centrirten System solcher Flächen einfällt, die Eigenschaft hat, nach der Brechung zwei Brennlinien zu bilden. Jedoch sind die Abweichungen der Centrirung meist zu klein, um das Sehen zu stören. In Fällen, wo (wie beim Entdecker des Astigmatismus, Young) Elimination der Hornhaut durch Wasser (p. 546 f.) den Astigmatismus nicht beseitigt, ist vielleicht Centrirungsmangel der Linsenschichtung als Ursache anzusehen.

II. Die Erregung der Licht- und Farbenempfindung.

1. Der Ort der Erregung.

In der Netzhaut sind folgende Schichten (Fig. 124), von der Chorioidea aus gerechnet, zu unterscheiden: *a* das Sehepithel, bestehend aus Stäbchen *S* und Zapfen *Z*, *b* die äussere Körnerschicht, *c* die äussere molekuläre Schicht, *d* die

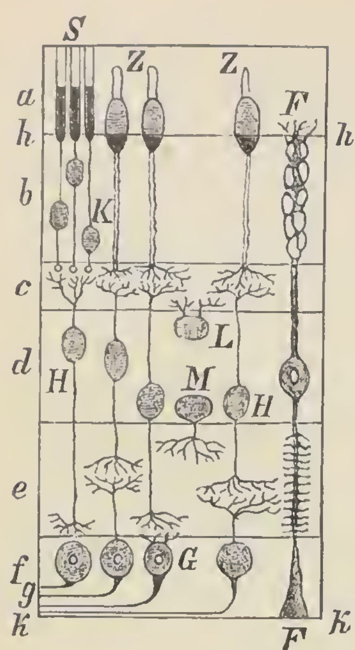


Fig. 124.
Schema der Netzhautelemente nach y Cajal.

innere Körnerschicht, *e* die innere molekuläre Schicht, *f* die Schicht der Ganglienzellen, *g* die Schicht der marklosen Opticusfasern. Die Stäbchen haben ein stark lichtbrechendes Aussenglied, welches zuweilen in eine Säule querer Scheibchen aufgelöst erscheint, und ein protoplasmatisches Innenglied. Letzteres geht in eine Faser über, welche, durch einen Kern (äusseres Korn *K*) unterbrochen, in der Schicht *c* mit einem Knöpfchen endet. Die Zapfen haben nur ein kurzes konisches Aussenglied und ein breites Innenglied, welches einen elliptischen Körper (Zapfen-Ellipsoid) und einen in die Schicht *b* hineinragenden Kern unterscheiden lässt. Von letzterem geht eine relativ dicke Faser aus, welche in der Schicht *c* ein Endbäumchen bildet. Die inneren Körner *H* sind bipolare Zellen, welche sowohl in die Schicht *c* wie in die Schicht *e* eine mit einem Endbäumchen aufhörende Faser entsenden; die Endbäumchen in *c* stehen mit einem Zapfendendriten, oder mit mehreren Stäbchenfaserenden in Kontakt. Die Ganglienzellen *G* empfangen ihren Nervenfaserfortsatz von einer Opticusfaser, und entsenden Protoplasmafortsätze oder Fasern mit Endbäumchen in die Schicht *e*, wo sie mit den Endbäumchen der Zellen *H* in Berührung stehen. Die Schicht *e* enthält ausserdem Zellen *L*, welche nur nach aussen, und andere *M*, welche nur nach innen Protoplasmafortsätze oder Fasern mit Endbäumchen aussenden. Zwischen dem Sehepithel und den Opticusfasern besteht also keine direkte Verbindung, sondern nur eine ein- oder mehrfach unterbrochene, und mehrere Stäbchen wirken auf eine gemeinschaftliche innere Körnerzelle. Das Stützsystem der Netzhaut bilden die Müller'schen Fasern *FF*, welche von der inneren Grenze der Sehepithelschicht (Membr. limitans externa *hh*) bis zur inneren Netzhautgrenze (Membr. limitans interna *kk*) reichen, an welcher sie verbreitert enden; sie sind den Gliazellen des Rückenmarks (p. 403) analog, haben eine Zelle mit Kern in der Schicht *d*, und tragen in der Schicht *b* Eindrücke der äusseren Körner. In die Epithelschicht senden sie Ausläufer (Faserkörbe), welche die Stäbchen-Innenglieder umfassen.

Die Zapfen werden nach der Netzhautmitte häufiger, und sind in dieser selbst alleinherrschend und beträchtlich verlängert. In der Fovea centralis sind die übrigen Netzhautschichten seitlich verzogen, so dass die Zapfenschicht fast an die Limitans interna grenzt. — Der Sehnerv durchbohrt, um zur Schicht *g* zu gelangen, an seiner Eintrittsstelle nicht nur die Sklera und die Chorioidea, sondern auch die Netzhautschichten *a*—*g*, welche also hier fehlen.

Als Aufnahmeapparate (p. 473) des Sehnerven sind die Stäbchen und Zapfen, das sog. Sehepithel, erkannt worden (H. Müller). Die Beweise sind folgende:

1. Die Eintrittsstelle des Sehnerven, an welcher die Netzhaut nur aus Opticusfasern besteht, ist zur Lichtwahrnehmung unfähig; sie heisst daher der blinde (oder Mariotte'sche) Fleck. Fixirt man mit dem

dem rechten Auge den Punkt a (Fig. 125) aus einer Entfernung, welche 3mal so gross wie die Linie AB ist, so verschwindet der Fleck b vollkommen; sein Bild fällt nämlich in den blinden Fleck, der etwa $3^1/_2$ mm nach innen von der Netzhautmitte liegt, auf welche das Bild von a fällt. Durch das Verschwinden einer hin und her geführten Zeichenspitze kann man die Begrenzung der blinden Stelle noch genauer feststellen; sie liegt etwa in der Punktlinie cc, deren Vorsprünge den Gefässabgängen entsprechen. Ueber die Rolle des blinden Flecks im Gesichtsfelde s. unten sub III.

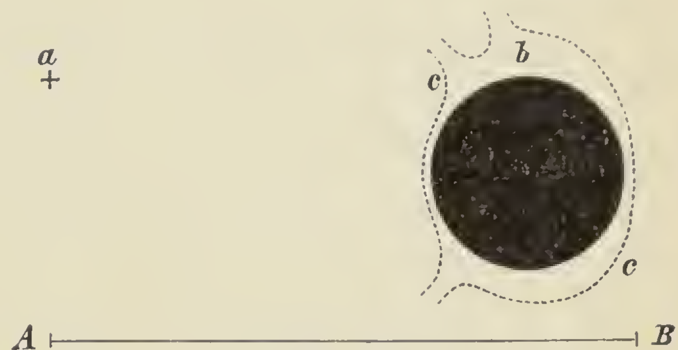


Fig. 125.

2. Die Sehschärfe (s. unten sub III.) ist auf der Netzhaut entsprechend der Zusammendrängung der Stäbchen und Zapfen, besonders aber der letzteren, vertheilt, und ist in der Fovea centralis am grössten; man schliesst hieraus, dass die Zapfen ein noch vollkommneres Perzeptionsorgan sind als die Stäbchen, welche hier fehlen.

3. Die Purkinje'sche Aderfigur (s. unten) lehrt, dass die perzipirenden Netzhautelemente hinter den Netzhautgefässen liegen, und zwar um etwa so viel wie die Stäbchen- und Zapfenschicht.

Ueber die speziellere Funktion der Stäbchen und Zapfen s. u. beim Farbensinn.

2. Veränderungen der Netzhaut selbst durch Licht.

Die Art und Weise der Umsetzung von Licht in Nervenerregung ist eine ebenso ungelöste Frage, wie die entsprechenden Fragen bei den übrigen Sinnesorganen. Jedoch ist es gelungen, in der Netzhaut wenigstens einige direkte Wirkungen des Lichtes nachzuweisen.

a. Die Veränderung der Farbe.

Die Netzhaut eines Auges, welches längere Zeit vor Licht geschützt war, hat eine purpurrothe Farbe, welche ausschliesslich den Aussengliedern der Stäbchen angehört; durch Licht wird diese Farbe schnell gebleicht, während des Lebens aber stets wieder regenerirt (Boll, 1876). Die rothe Farbe, der Netzhaut- oder Sehpurpur, ist nur im Lichte sehr vergänglich, wird dagegen durch das Absterben der Netzhaut nicht zerstört (Kühne). Die Bleichung geschieht am schnellsten durch gelb-grünes Licht, dann folgt

Grün, Blau, Gelb, Orange, Violet, Ultraviolet, zuletzt Roth; Wärme beschleunigt dieselbe. Die Regeneration erfolgt unter dem Einfluss des Pigmentepithels (meist zur Chorioidea gerechnet), bei dem jedoch das Pigment selbt nicht betheiligt sein kann, da die Regeneration auch in albinotischen Augen und auf dem Tapetum stattfindet (Kühne). Auch lange nach Durchschneidung des Sehnerven sind diese Vorgänge noch vorhanden (Holmgren). Da im Lichte gebleichte Netzhäute noch Lichtempfindung vermitteln, die Zapfen ferner des purpurnen Farbstoffs entbehren, so kann derselbe nicht das Sehen bedingen, sondern scheint nur die Erregbarkeit der Stäbchen zu erhöhen, welche ähnlichen Bedingungen unterliegt, wie die Menge des Farbstoffs (vgl. unten sub 3 a). Immerhin ist es möglich, dass auch das Sehen selbst auf ähnlichen photochemischen Veränderungen der Stäbchen und Zapfen beruht, die betr. Substanzen aber farblos oder höchst vergängliche Farbstoffe sind.

Von den Eigenschaften des Sehpurpurs ist noch Folgendes erwähnenswerth (Kühne u. A.): Zur Untersuchung wird das Thier mehrere Stunden im Dunkeln gelassen und die Netzhaut bei Natriumbeleuchtung präparirt. Der Sehpurpur fehlt der stäbchenfreien Fovea centralis und den stäbchenlosen Reptiliennetzhäuten, allen Wirbellosen, ferner beim Menschen in den Stäbchen nahe der Ora serrata; das Kaninchen hat eine besonders purpurreiche horizontale Zone (Sehleiste). Die Bleichung, bei welcher braune und gelbe Zwischenstufen auftreten, kann zur Fixirung der Netzhautbilder benutzt werden (Optogramme), welche freilich dem Lichte nicht Stand hält. Viele chemische Agentien, ferner Temperaturen über 50° (76° sofort) zerstören den Farbstoff; dagegen hält er, wie schon bemerkt, dem Tode und selbst der Fäulniss Stand, ebenso Oxydations- und Reduktionsmitteln. In gallensauren Salzen ist er löslich. Die Regeneration erfordert im Leben beim Frosch etwa 1—2 Stunden (Anfang schon nach 20 Minuten merklich), beim Kaninchen 35 Minuten (Anfang nach 7 Minuten); beim Menschen scheint sie besonders lebhaft zu sein, da exstirpirte Augen ohne vorherige Dunkelheit Purpur zeigen. Durch Pilokarpin und Muskarin wird sie beschleunigt. Ihr rudimentäres Auftreten auch in abgelösten, also pigmentfreien Netzhäuten beweist, dass auch die isolirte Netzhaut eine farblose Vorstufe des Farbstoffs vorräthig enthält, die aber vermuthlich vom Pigmentepithel geliefert ist. Auch eine Verwendung der Bleichungsprodukte zur Regeneration ist nachgewiesen, aber keineswegs Bedingung der letzteren.

Beim Frosche beobachtet man auch gewisse morphologische Veränderungen des Pigmentepithels durch Licht, indem die pigmenthaltigen, zwischen die Stäbchenaussenglieder eindringenden Fortsätze im Lichte anschwellen und an Pigment reicher werden (Boll, Angelucci), ein Vorgang, der mit der regenerirenden Funktion der Zellen höchst wahrscheinlich in Zusammenhang steht (Kühne).

Der gelbe Farbstoff der Zapfen-Innenglieder, welcher die Macula lutea färbt, ist lichtbeständig, ebenso die Farbstoffe der verschiedenfarbigen Kugeln zwischen Aussen- und Innenglied der Stäbchen der Vogelretina (s. unten beim Farbensehen).

b. Morphologische Veränderungen.

Ausser den soeben erwähnten Veränderungen des Pigmentepithels ist neuerdings an Fröschen und Fischen folgende Veränderung der Zapfen durch Licht festgestellt worden (Engelmann & v. Genderen Stort): Die Innenglieder derselben verkürzen und verdicken sich durch Licht, und verlängern und verdünnen sich im Dunkeln, und zwar auch wenn das Licht nicht das Auge selbst, sondern das andere Auge oder die Körperoberfläche trifft; dasselbe gilt von den Veränderungen des Pigmentepithels. Beide Bewegungen werden durch den Sehnerven vermittelt, welcher also auch centrifugale Funktionen hat; nach Abtrennung des Gehirns wirkt das Licht nur noch auf die direkt beleuchtete Netzhaut (bestritten von E. Fick). Die physiologische Bedeutung der Erscheinung ist trotz mancher noch festgestellter Details (Angelucci u. A.) noch nicht aufgeklärt.

c. Galvanische Vorgänge.

Am unversehrten Auge beobachtet man in der Ruhe und im Lichte Ströme, welche von der Netzhaut herrühren (Holmgren, Dewar & M'Kendrick). An der isolirten Netzhaut findet sich Folgendes (Kühne & Steiner): Die Faserseite verhält sich in der Ruhe positiv gegen die Stäbchenseite (im Folgenden mag dieser Strom als einsteigend bezeichnet werden). Durch Licht tritt in der Froschnetzhaut, auch wenn der Ruhestrom fehlt, ein zuerst einsteigender und dann aussteigender Strom auf; beim Aufhören des Lichtes von Neuem ein einsteigender. Diese Ströme fehlen, wenn das Licht sehr allmählich einwirkt oder schwindet. An purpurlosen Netzhäuten tritt nur der aussteigende Strom auf, ebenso an der Kaninchennetzhaut (hier sehr vergänglich); am unversehrten Augapfel dagegen macht sich nur die einsteigende Phase geltend, die aussteigende scheint also nur der abgelösten und geschädigten Netzhaut zuzukommen.

Die Netzhautströme lassen sich auch bei Ableitung von Haut und Auge beobachten, und reflektorische Schwankungen von der Haut und vom andern Auge aus können auf diesem Wege beobachtet werden (Engelmann & Grijns). Die durch Licht auftretende positive Schwankung hat eine Latenzzeit von 0,0004—0,006 und eine Dauer von 0,001—0,018 sek., die negative Schwankung dauert 0,014—0,024 sek. (Fuchs). Ueber die Bedeutung und speciellere Ursache dieser Ströme ist noch nichts Sicheres bekannt.

3. Die Lichtempfindungen.

Die Lichtempfindungen, welche durch Einwirkung von Licht auf die Stäbchen und Zapfen, oder durch Einwirkung allgemeiner Nervenreize auf den Sehnerven oder seine Ausbreitung in der Netzhaut, ausge-

löst werden können, werden nach Helligkeit und Farbe unterschieden; die Empfindung mangelnder Erregung wird als Schwarz bezeichnet.

a. Die Helligkeitsempfindung.

Die Helligkeit oder Intensität der Lichtempfindung hängt in erster Linie von der Intensität des einwirkenden Lichtes, d. h. von der lebendigen Kraft der Aetherschwingung oder vom Quadrate ihrer Geschwindigkeit beim Durchgang durch die Gleichgewichtslage ab; ausserdem aber von der Erregbarkeit der Netzhaut, welche schon während einer konstanten Einwirkung rasch abnimmt, so dass ein helles Objekt bei beständiger Betrachtung immer dunkler erscheint.

Diese Ermüdung der Netzhaut zeigt sich am deutlichsten in der Erfahrung, dass nach längerem Aufenthalt im Hellen die Netzhaut in dunkleren Räumen fast unempfindlich ist, alsbald aber immer deutlicher die Gegenstände erkennt (Adaptation, Aubert), d. h. sich von ihrer Ermüdung erholt; die hohe, hierdurch erreichte Erregbarkeit zeigt sich darin, dass das helle Licht jetzt unangenehm, blendend wirkt. Eine zweite aus der Ermüdung erklärbare Erscheinung sind die negativen Nachbilder (s. unten).

Das Auge adaptirt sich auch an jeden beliebigen Helligkeitsgrad allmählich, d. h. es erlangt einen um so niedrigeren Erregbarkeitsgrad, je heller die Beleuchtung; dem entspricht auch die Thatsache, dass die schliessliche Pupillenweite immer ziemlich dieselbe, $3^1/_2$—4 mm ist (Schirmer).

Die absolute Helligkeit ist ohne Einfluss auf die relative Ermüdung, letztere wirkt nur so, als ob das objektive Licht um einen Bruchtheil seiner Intensität vermindert würde (Helmholtz). Die Ermüdung während konstanter Einwirkung verläuft anfangs steiler als weiterhin (Fick, Exner), und ähnlich verhält sich auch die Ermüdung im Laufe des Tages. Der ganze Tagesverlust beträgt nur etwa 51 pCt., weil das Auge fortwährend Gelegenheit zur Erholung hat; des Morgens ist der Einfluss der Ermüdung am stärksten (Fick & C. F. Müller). Im Centrum der Netzhaut tritt sie schneller ein als an der Peripherie (Aubert).

Die Netzhauterregung hängt ferner von der Dauer des Lichteindrucks auch insofern ab, als sie nicht sofort in voller Stärke auftritt, sondern erst in einer gewissen, annähernd gradlinigen Kurve ihr Maximum erreicht (Kurve des Anklingens, Fick, Exner), so dass sehr kurze Einwirkungen überhaupt die volle Erregung nicht zu Stande kommen lassen, und ein schwächeres Licht durch längere Einwirkung dieselbe scheinbare Helligkeit erlangen kann wie ein helleres bei kürzerer Dauer. Nach dem Maximum sinkt die Erregung, wie schon erwähnt,

durch Ermüdung herab. Nach dem Aufhören des Lichtes hört ferner die Erregung nicht momentan auf, sondern klingt in einer gewissen Kurve ab; hierin liegt die Ursache der positiven Nachbilder (s. unten).

Nach einem momentanen Lichteindruck findet oft ein oscillatorisches Abklingen statt, so dass Hell- und Dunkelempfindung abwechseln (Hess, Charpentier u. A., vgl. auch p. 477); Theorie s. unten sub c. Dass sehr schwache Eindrücke zuweilen periodisch erlöschen und wieder auftauchen (Lange, Münsterberg u. A.), scheint auf Schwankungen der Aufmerksamkeit zu beruhen (Eckener).

Bei rasch intermittirendem Lichte entsteht im Allgemeinen wegen der positiven Nachbilder eine gleichmässige Helligkeit, deren Betrag so gross ist, als ob die ganze Lichtwirkung gleichmässig auf die Zeit vertheilt wäre (Talbot). Indessen mischen sich die Wirkungen des An- und Abklingens und der Ermüdung komplizirend ein. Eine der bemerkenswerthesten hieraus resultirenden Abweichungen vom Talbot'schen Satze ist die, dass eine aus schwarzen und weissen Sektoren bestehende rotirende Scheibe nicht bei allen Rotationsgeschwindigkeiten gleiche Helligkeiten zeigt, sondern am hellsten wirkt bei 17 bis 18 Abwechselungen p. sek. (Brücke); der Hauptgrund liegt darin, dass das Verhältniss zwischen Ermüdungsgrad und Erholungszeit bei diesem Zeitverhältniss am günstigsten ist.

Auch der Umfang der Netzhauterregung hat auf den Intensitätseffekt Einfluss. Für kleine Einwirkungszeiten ist die Wahrnehmbarkeit eines Objektes von seiner Grösse abhängig, und zwar verhalten sich die kleinsten Gesichtswinkel umgekehrt wie die Quadratwurzeln der Lichtintensitäten (Riccò). Je heller und grösser ferner die Netzhautbilder sind, um so weniger Zeit ist zu ihrer Wahrnehmung nöthig, jedoch nimmt die erforderliche Zeit nur in arithmetischer Progression ab, wenn Beleuchtungsintensität und Grösse des Netzhautbilder in geometrischer Progression zunehmen; der reizbarste Theil der Netzhaut liegt der Netzhautmitte ferner, als der am raschsten die Kontouren der Gegenstände wahrnehmende Theil (Exner).

Für die Wahrnehmung von Helligkeitsunterschieden ist die Gültigkeit des Weber'schen Gesetzes (p. 478) zweifelhaft. Einige bestreiten sie ganz, andere lassen sie nur innerhalb gewisser Grenzen gelten. Als absolute Reizschwelle wird 0,000000029 Normalkerze angegeben (Henry, vgl. auch p. 510).

b. Die Farbenempfindung.

1) Begriff und Grenzen.

Die als Farbe bezeichneten Qualitätsempfindungen sind von der Wellenlänge des einwirkenden Lichtes abhängig. Das Spektrum zeigt nebeneinander eine unendliche Zahl von Farben (Wellenlängen), zwi-

schen den FRAUNHOFER'schen Linien A ($\lambda = 761{,}7\ \mu\mu$*]) und H ($\lambda = 392{,}9\ \mu\mu$). Das ultrarothe Licht erregt die Netzhaut nicht, sondern kann nur durch seine erwärmenden Wirkungen auf die thermoelektrische Säule nachgewiesen werden; das ultraviolette Licht, von H bis R ($\lambda = 310{,}8\ \mu\mu$) und weiter, am besten durch seine photochemische Wirkung nachweisbar, ist bei Abblendung des übrigen Spektrums schwach sichtbar, und zwar mit lavendelgrauer Farbe (HELMHOLTZ). Die ohne Weiteres sichtbaren Farben umfassen also nicht ganz eine Oktave (es fehlt etwa eine halbe Tonstufe), und die überhaupt sichtbaren etwa eine Oktave und eine kleine Sext; der Umfang ist demnach viel kleiner als beim Gehörorgan.

Die Unsichtbarkeit der ultrarothen Strahlen hat zur Untersuchung der Diathermansie der Augenmedien geführt, wobei sich ergeben hat, dass letztere über 90 pCt. der Wärmestrahlen absorbiren (BRÜCKE, JANSEN). In Bezug auf die einzelnen Spektraltheile verhält sich die Diathermansie der Augenmedien etwa wie die des Wassers (FRANZ); es wird sonach von den ultrarothen Strahlen noch soviel durchgelassen, dass man ihre Unsichtbarkeit nur durch ihre Unfähigkeit die Retina zu erregen erklären kann. — Die geringe Wirkung der ultravioletten Strahlen (sie haben nur etwa $^1/_{1200}$ der Wirkung, welche der wahren Intensität entspräche; letztere kann man durch Photographie oder besser durch Fluorescenz ermessen, indem man z. B. das ultraviolette Licht in Chininlösung eintreten lässt), rührt nicht etwa von besonderer Absorption dieser Strahlen durch die Augenmedien her, welche allerdings vorhanden (BRÜCKE), aber viel zu gering ist (DONDERS), sondern beruht ebenfalls auf Unempfindlichkeit der Netzhaut selbst. Da die Netzhaut ein wenig fluorescirt (SETSCHENOW u. A.), d. h. die Wellenlänge des eingeführten Lichtes vergrössert, so könnte die Wahrnehmung der ultravioletten Strahlen vielleicht nur eine solche des Fluorescenzlichtes sein (HELMHOLTZ). Die Metallspektra haben ein noch längeres Ultraviolett als das Sonnenspektrum; das Ende dieser Spektra ist noch sichtbar, aber ohne Farbencharakter (MASCART). — Die Röntgenstrahlen sind nach den meisten Beobachtern unsichtbar, und bleichen auch den Sehpurpur nicht (FUCHS & KREIDL).

Die Erkennung der Farbe erfordert eine stärkere Einwirkung als die des Lichtes überhaupt. Das farbige Objekt erscheint farblos bei zu schwacher Beleuchtung, bei zu kurzer Betrachtung oder bei zu kleinem Sehwinkel. Die einzelnen Farben zeigen in all diesen Hinsichten erhebliche Unterschiede; am schwersten wirkt in jeder der genannten Beziehungen Roth ein. Auch bei immer hellerer Beleuchtung wird der Farbeneindruck neutraler, weisslicher, und zuletzt farblos, weiss; am leichtesten geht Gelb in Weiss über. Ferner ist das Farbenerkennungs- und -Unterscheidungsvermögen in der Netzhautmitte am schärfsten und nimmt nach der Peripherie ab, und zwar nach der lateralen

*) 1 μ = 0.001 mm; 1 $\mu\mu$ = 0.000001 mm.

Seite der Netzhaut schneller als nach der medialen; auch in dieser Hinsicht liegen die Grenzen für die verschiedenen Farben verschieden; die Peripherie kann Roth kaum erkennen (PURKINJE, v. WITTICH, AUBERT u. A.). Als pathologische Erscheinung kommt häufig ein mangelhaftes Farbenunterscheidungsvermögen vor, besonders Rothblindheit (Daltonismus), d. h. gänzliche Unempfindlichkeit für rothes Licht und die rothe Komponente gemischten Lichtes (s. auch unten sub e).

Dass Roth die am schwersten erregende Farbe ist, zeigt sich auch darin, dass bei Sehnervenatrophie Rothblindheit vor völliger Blindheit eintritt (BENEDICT, LEBER), dass im Roth das Intensitätsunterscheidungsvermögen am geringsten ist (LAMANSKY), dass sehr rasch intermittirendes weisses Licht grünlich erscheint, weil seine rothe Komponente nicht zur Geltung kommt (BRÜCKE) u. s. w. Die am stärksten erregende Farbe ist nach der nöthigen Beleuchtungsdauer und der scheinbaren Helligkeit das Gelb, demnächst Blau (VIERORDT; BURCKHARDT & FABER); dagen erkennt die äusserste Netzhautzone nur Blau.

Für die zeitlichen Verhältnisse der Empfindung gelten bei den Farben ähnliche Gesetze wie beim Sehen überhaupt (p. 564 f.); die Kurve des An- und Abklingens hat ähnliche Form wie dort, ist aber für die einzelnen Farben verschieden (KUNKEL), vgl. auch sub c und e.

2) Die Farbenmischung.

Farbige Komponenten können Weiss oder Grau (d. h. ein weniger intensives oder mit Schwarz gemischtes Weiss) geben, nicht blos durch objektive Mischung, sondern auch durch Vermischung ihrer Eindrücke auf das Auge, und das Resultat der physiologischen Mischung zweier oder mehrerer Farben ist überhaupt immer gleich dem Eindruck der objektiven Mischung. Es ist z. B. gleichgültig, ob zwei Spektralfarben objektiv durch Deckung zweier Spektra oder ihrer Netzhautbilder, oder physiologisch durch rasch abwechselnde Einwirkung auf die gleiche Netzhautstelle (durch den Farbenkreisel) zur Mischung gebracht werden. Weiss entsteht nicht allein durch Mischung sämmtlicher Spektralfarben in dem Intensitätsverhältniss, wie sie im Spektrum enthalten sind, sondern kann auch durch Mischung von je zwei Spektralfarben in bestimmtem Intensitätsverhältniss erhalten werden, welche man dann Komplementärfarben nennt. Nicht komplementäre Spektralfarben geben immer als Mischfarbe eine zwischen ihnen liegende Spektralfarbe, jedoch mit weisslicher Beimischung, welche um so stärker ist, je näher die beiden Farben dem komplementären Verhältniss stehen. Die Mischung der äussersten Spektralfarben, Roth und Violet, giebt jedoch Farben,

welche im Spektrum nicht vorkommen und welche man als Purpur bezeichnet. Die Purpurtöne sind zugleich die Komplementärfarben für die gelbgrünen Spektraltöne, während alle übrigen Spektralfarben ihre Komplementärfarben im Spektrum selbst haben. Die Purpurfarben, zwischen ihre Komponenten Roth und Violet eingeschaltet, bilden also gleichsam eine Ergänzung des Spektrums zu einem Ringe, in welchem die Komplementärfarben einander gegenüberliegen. (Newton, Grassmann, Helmholtz, Maxwell.)

Um dieselbe Netzhautstelle gleichzeitig mit zwei Farben, z. B. des Spektrums zu beleuchten, sieht man durch eine zum Spektrum vertikal gestellte Glasplatte auf die eine Farbe, während man zugleich durch dieselbe Platte das Spiegelbild einer anderen Spektralfarbe empfängt; oder man entwirft objektiv oder mittels besonderer Spektroskope zwei Spektra über einander, welche sich theilweise decken und der Länge nach gegen einander verschiebbar sind (Helmholtz). Ferner kann man den Scheiner'schen Versuch so modifiziren, dass man in die beiden kleinen Oeffnungen zwei verschieden gefärbte Gläser bringt: akkommodirt man nun so, dass die beiden verschieden gefärbten Zerstreuungskreise sich theilweise decken, so wird die gemeinschaftliche Stelle der Retina von gemischtem Licht beschienen (Czermak). Ueber das Prinzip des Farbenkreisels s. unten (Nachbilder). Dagegen ist die Farbenmischung durch Mischung von Pigmenten, wie auf der Palette des Malers, physiologisch nicht zulässig; sie giebt andere, vor Allem viel dunklere Mischfarben als die optische Mischung der gleichen Farben mittels der angegebenen Methoden; wäre nämlich jedes Pigment ganz rein, d. h. liesse es nur eine einzige Farbe hindurch, so würde die Mischung ganz schwarz sein, weil das durch die Theilchen des einen Pigments durchgegangene Licht durch die des anderen nicht hindurchgelassen werden würde.

Die Resultate der Farbenmischung werden durch Farbengleichungen ausgedrückt. Nach dem Talbot'schen Satze (p. 565) ist beim Farbenkreisel das Verhältniss der Sektorenbreiten (in Winkelgraden ausgedrückt) zugleich das Intensitätsverhältniss der Komponenten, so dass z. B. die Gleichungen

141^0 Grün $+$ 219^0 Roth $=$ 73^0 Gelb $+$ 52^0 Weiss $+$ 235^0 Schwarz
212^0 Blau $+$ 148^0 Orange $=$ 248^0 Fuchsin $+$ 18^0 Weiss $+$ 94^0 Schwarz
165^0 Roth $+$ 73^0 Blau $+$ 122^0 Grün $=$ 100^0 Weiss $+$ 260^0 Schwarz,

welche auf der Gleichheit der Eindrücke zweier Farbenkreisel beruhen, leicht verständlich sind.

Allgemeiner lassen sich die Resultate der Farbenmischung konstruktiv darstellen, indem man das Spektrum in schon erwähnter Weise durch die Purpurtöne zu einem geschlossenen Ringe ergänzt. Verlegt man nun in die Mitte dieses geschlossenen Feldes (Fig. 126) das Weiss, und füllt man das Feld in der Weise farbig aus, dass jeder Vektor von einer Spektralfarbe zum Weiss die Mischungen derselben mit Weiss in allen Verhältnissen enthält (so dass die Farbe nach dem Weiss zu immer weisslicher wird), so kann das Schema zur unmittelbaren Auffindung des

Mischeindrucks bei gegebenen Komponenten dienen. Denkt man sich nämlich in die den farbigen Komponenten entsprechenden Punkte Massen gelegt, deren Grössen den Intensitäten derselben entsprechen, und sucht man den gemeinsamen Schwerpunkt derselben auf, der natürlich innerhalb des ebenen Feldes liegen muss, so bezeichnet der Ort desselben den gesuchten Mischeindruck. Man sieht sofort, dass der Mischeindruck zweier Spektralfarben in der sie verbindenden Graden liegen muss, und dass er (vgl. oben) einer zwischenliegenden Spektralfarbe, mit Weiss gemischt, entspricht; dass ferner die Beimischung von Weiss um so stärker wird, je mehr die beiden Ingredientien einander diametral gegenüberliegen; dass endlich jede durch das Weiss selbst gelegte Grade zwei Komplementärfarben verbindet. Die Gestalt der umgebenden Kurve und die Lage des Weiss muss deshalb so gewählt werden, dass letzteres immer in der Verbindungslinie zweier Komplementärfarben und zwar immer derjenigen Farbe näher liegt, welche relativ stark vertreten sein muss, um mit ihrer Komplementärfarbe Weiss zu geben.

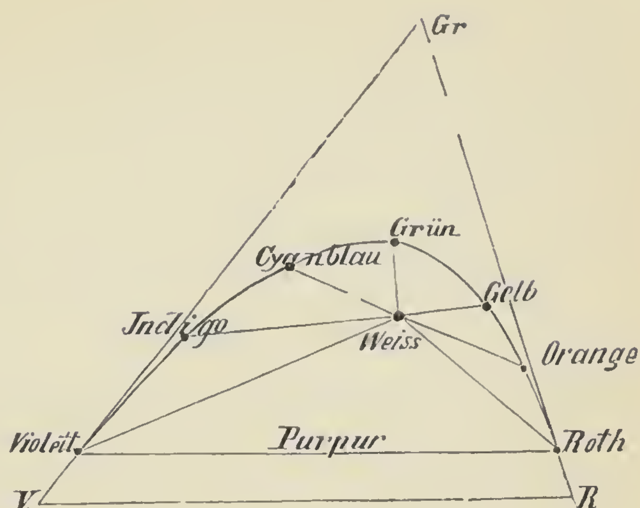


Fig. 126.

c. Die Nachbilder und der successive Kontrast.

Die Nachwirkung der Netzhauterregung (p. 565) erzeugt ein Nachbild, welches an der erregten Netzhautstelle haftet, und daher beim Bewegen des Auges demselben stets folgt, indem es immer nach dem Projektionsgesetz (s. unten) im Raume erscheint. Die Nachbilder sind besonders stark und anhaltend im Dunkeln (bei geschlossenen Augen) und nach intensiven und lange anhaltenden Eindrücken, z. B. nach dem Betrachten hell beleuchteter Fensterscheiben. Auf Nachbildern, welche während einer ganzen Umdrehung beharren, beruht der feurige Kreis beim Herumschwingen einer glühenden Kohle, ebenso der Farbenkreisel, dessen Prinzip schon p. 567f. angegeben ist. Beim Lebensrad, welches eine Bewegung in einer Reihe von Phasenbildern dem Auge vorführt, braucht das Nachbild nur bis zum Erscheinen des nächsten Bildes zu persistiren.

Die Erscheinungen letzterer Art sind besonders naturgetreu, wenn die Einzelbilder phasische Momentaufnahmen sind (vgl. p. 330), wie beim Schnellseher von Anschütz, beim Kinetoskop von Edison.

Nach starken Eindrücken ist das Nachbild häufig negativ, d. h. es ist in ihm Hell und Dunkel vertauscht, z. B. wenn nach Betrachtung eines Fensters im Nachbilde die Scheiben dunkel, die Stäbe hell

erscheinen; zuweilen auch abwechselnd negativ und positiv. Farbige Objekte erscheinen im Nachbilde zuweilen positiv, d. h. gleichfarbig, häufig aber negativ, d. h. in der Kontrastfarbe („successiver" Kontrast): grünlichblau nach Roth, violet nach Gelb, orange nach Blau, und umgekehrt. Die Kontrastfarbe ist immer diejenige, welche die primäre zu dem gewöhnlichen Tageslicht (das nicht rein weiss, sondern ein wenig röthlich ist) ergänzt, also sehr nahe die Komplementärfarbe der primären (Brücke). Auch weisses Licht erscheint nach einem farbigen Eindrucke in der Kontrastfarbe; legt man z. B. auf eine weisse Fläche ein gefärbtes Papierstück, starrt dies eine Zeit lang an und blickt dann auf die weisse Fläche, so erscheint hier ein Nachbild von der Gestalt des gefärbten Stücks, in der Kontrastfarbe. An der Peripherie der Netzhaut sind die Kontrasterscheinungen wegen der modifizirten Farbenperzeption derselben modifizirt, ebenso bei Rothblinden (Adamük & Woinow).

Nach sehr hellen weissen Eindrücken, z. B. nach einem Blick in die Sonne treten farbige Nachbilder von wechselnden Farben auf.

d. Der simultane Kontrast.

Weisse Objekte auf dunklem Grunde erscheinen von einem sehr schwarzen Hofe umgeben; ebenso schwarze Objekte auf hellerem Grunde von einem sehr hellen Hofe. Ein helles Gitter mit schwarzen Feldern zeigt auf den Kreuzungspunkten im indirekten Sehen dunklere Flecken, weil hier die schwarze Nachbarschaft für jeden weissen Streifen unterbrochen ist. Erzeugt man mittels des Farbenkreisels koncentrische graue, stufenweise dunkler werdende Ringe, so erscheint jeder gegen den dunkleren Nachbarring heller, gegen den helleren dunkler abschattirt.

Nicht nur Helligkeiten, sondern auch Farben erscheinen durch den Einfluss des angrenzenden Feldes modifizirt. Sind z. B. die Ringe des letztgenannten Versuches, statt aus Weiss und Schwarz, aus Roth und Blau zusammengesetzt, so erscheint jeder violette Ring an der Grenze des rötheren Violets blauer, an der Grenze des blaueren Violets röther. Graue Felder auf farbigem Grunde erscheinen in der Kontrastfarbe, z. B. Maulwurfshügel auf grüner Wiese röthlich, weisse Wolken auf blauem Himmel gelblich. Ein Gegenstand, der von Lampen- und Mondlicht gleichzeitig beleuchtet ist, wirft zwei farbige Schatten; der Schatten des Lampenlichtes erscheint blau, der Mondschatten gelb.

Eine eigenthümliche Täuschung durch simultanen Helligkeitskontrast ist folgende (Exner): Sieht man in einem durch ein flackerndes Licht beleuchteten Zimmer

durch ein Fenster auf den Nachthimmel, so scheint nicht das Zimmer, sondern der Himmel seine Helligkeit zu wechseln (wie durch Wetterleuchten); d. h. wenn der dominirende Theil des Grundes seine Helligkeit ändert, so kann diese konstant erscheinen und der vom Wechsel ausgeschlossene Theil entgegengesetzten Wechsel zeigen.

e. Theorie der Licht- und Farbenempfindung und der Kontraste.

Die farblosen Lichtempfindungen, Weiss, Grau, Schwarz, können aus verschiedenen Graden von Erregung desselben Organs hergeleitet werden. Schwarz wäre dann die Empfindung des Ruhezustandes, positives Nachbild die Nachwirkung des Erregungszustandes, negatives Nachbild die Wirkung der Ermüdung, welche die vorher am stärksten erregten Netzhautelemente gegen schwaches Licht unerregbarer macht, und daher im Nachbilde relativ dunkle Stellen hervorbringt. Alternirende Positivität und Negativität kann aus dem Kampfe zwischen abklingender Erregung und Ermüdung erklärt werden. Zur Erklärung des simultanen Helligkeits-Kontrastes müssten dann psychologische Momente hinzugezogen werden. Das Urtheil über absolute Helligkeit ist überhaupt äusserst unsicher und auf Vergleichung angewiesen, bei welcher sich die Gegensätze besonders aufdrängen; daher wird Grau neben Schwarz relativ weiss, neben Weiss relativ schwarz erscheinen müssen. Auch beim successiven Kontrast kann neben dem oben angeführten Prinzip das psychologische eine Rolle spielen.

Eine andere Theorie (Hering) sieht Schwarz nicht als Wirkung des Ruhezustandes, sondern als Gegenempfindung des Weiss an, und leitet Weiss aus dem Spaltungs- (Dissimilations-), Schwarz aus dem synthetischen (Assimilations-) Vorgang ab (vgl. p. 393). Ausser den Dissimilationsreizen giebt es nach dieser Theorie auch Assimilationsreize; aber auch unabhängig von Reizen („autonom“) führt jede Dissimilation zu verstärkter Assimilation bis zum Gleichgewicht, welches die Empfindung annullirt; dies Gleichgewicht ist bei verschiedenen Höhen beider Veränderungen denkbar. Je höher der Assimilationszustand, um so grösser ist ferner die Erregbarkeit für Dissimilationsreize. In dieser Theorie ist Adaptation (p. 564) die Annäherung an den Gleichgewichtszustand, negatives Nachbild die Wirkung des erhöhten entgegengesetzten Prozesses, und die alternirenden Empfindungen Wirkungen des Kampfes beider Vorgänge. Macht man die weitere Annahme, dass die Hervorrufung des Gegenprozesses sich auch auf die Nachbarelemente der Netzhaut erstreckt, so ist auch der simultane Kontrast mechanisch erklärbar.

Die Theorie des Farbensehens hat mit der Thatsache zu rechnen,

dass jede Farbenempfindung sich durch Mischung von drei Grundempfindungen reproduziren lässt, und es ist nun nur ein kleiner Schritt weiter, überhaupt alle Farbenempfindungen als aus drei Grundempfindungen zusammengesetzt zu betrachten, deren Qualität gegeben und konstant ist, deren Intensitätsverhältniss aber variirt. Es ist dann leicht, auch dem Prinzip der spezifischen Energie Genüge zu leisten, indem man für jede der drei Grundempfindungen ein besonderes perzipirendes Element annimmt, welches ausschliesslich oder hauptsächlich durch Eine Grundfarbe erregt wird und durch seine Nervenfaser den Eindruck dieser Farbe hervorbringt; Weiss entsteht durch gleichzeitige und gleich starke Erregung aller drei Elemente (Th. Young, Helmholtz). Diese Theorie hat, gegenüber der analogen für das Ohr, nur die Schwierigkeit, dass dies Multiplum von Nervenendigungen sich an jeder farbenperzipirenden Netzhautstelle wiederholen muss. Welche drei Grundfarben man annehmen will, ist von geringerer Bedeutung; offenbar ist es am natürlichsten, sie möglichst distant zu wählen, etwa die beiden Endfarben und die mittlere Farbe des Spektrums, also Roth, Grün und Violet.

Die Young'sche Theorie erklärt vor Allem die Identität der objektiven und subjektiven Farbenmischungen, da es gleich sein muss, ob ein gewisses Intensitätsverhältniss der drei Erregungen durch gleichzeitige oder durch alternirende Erregung der drei Fasergattungen hervorgebracht wird; ferner das Weisslichwerden der Mischung distanter Farben, da die gleichzeitige, wenn auch ungleich starke Erregung aller drei Fasergattungen immer ein gewisses Quantum Weiss einführen muss; ferner den Uebergang der Farben in Weiss bei zunehmender Lichtintensität: wird nämlich angenommen, was auch aus anderen Gründen wahrscheinlich ist, dass jede Young'sche Faser durch eine Grundfarbe nicht ausschliesslich, sondern nur hauptsächlich erregt wird, etwa wie es die 3 Kurven der Fig. 127 angeben (deren Abscissenaxe das Spektrum, deren Ordinaten die Erregungsintensitäten darstellen), so erregt jede Farbe alle drei Fasern, nur in un-

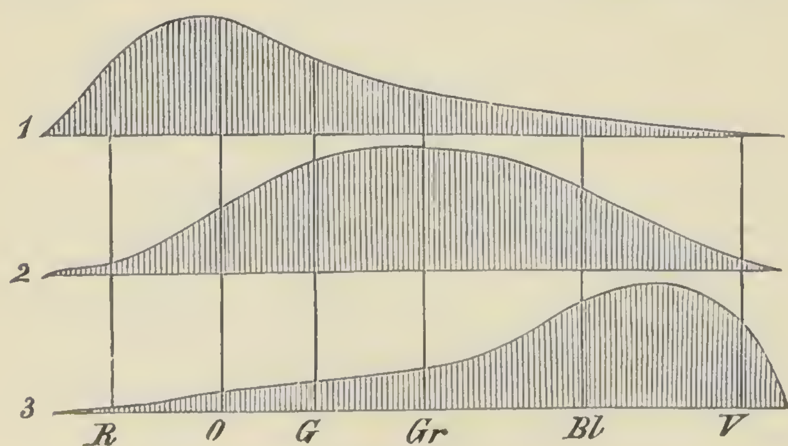


Fig. 127.

gleichem Grade, und erscheint daher schon an sich etwas weisslich; bei zunehmender Intensität aber erreichen alle Erregungen schliesslich ihr Maximum und werden daher gleich gross, so dass Weiss entsteht. Die Farbenblindheit endlich erklärt sich durch relative oder absolute Unerregbarkeit einer Fasergattung, besonders der rothempfindenden, welche ja schon normal am schwersten erregbar erscheint (s. oben).

Die oben angeführten Unterschiede in der Intensität der Farbeneindrücke und im An- und Abklingen erscheinen nunmehr als Verschiedenheiten der drei Fasergattungen. Sehr gut erklärt sich auf diese Weise das wechselnd farbige Abklingen nach intensivem Weiss (p. 570); denn die ursprünglich gleiche Erregung der drei Elemente muss durch die Verschiedenheit der Kurven ihres Abklingens ungleich, also farbig werden, und aus dem zeitlichen Wechsel der dominirenden Farbe kann man auf den Verlauf der Abklingkurven Schlüsse ziehen; Roth z. B. klingt anfangs am steilsten ab, persistirt aber länger als die übrigen Komponenten.

Auf Grund der Young'schen Theorie lässt sich die konstruktive Uebersicht der Fig. 126 noch vervollständigen; jeder Farbeneindruck des dargestellten Feldes liegt nicht allein im Schwerpunkt seiner reellen Komponenten, sondern muss auch als Schwerpunkt dreier Erregungen der Young'schen Fasern dargestellt werden können. Zu diesem Zwecke müssen diesen Erregungen Orte in der Ebene der Zeichnung, und zwar ausserhalb des Farbenfeldes, ertheilt werden, z. B. in *R*, *Gr*, *V*. Weiss muss im geometrischen Schwerpunkt des Dreiecks *R Gr V* liegen (die Figur ist hierin ungenau). Der ausserhalb des reellen Farbenfeldes liegende Theil des Dreiecks umfasst solche Farbenempfindungen, welche nur subjektiv, z. B. beim Abklingen weissen Lichtes zu Stande kommen, weil durch reelle Farben so grosse Ungleichheit der drei Erregungen nicht vorkommt. Bei absolut Rothblinden würden alle Farbenempfindungen in die Linie *Gr V* fallen; doch ist das Vorkommen absoluter Rothblindheit unwahrscheinlich, es scheint sich nur um graduelle Verstärkung eines schon normal vorhandenen Verhaltens zu handeln. Neuerdings unterscheidet man unter den Farbenblinden Mono- und Dichromaten, während man die Normalen als Trichromaten bezeichnet.

Der successive Farbenkontrast kann analog dem p. 571 Gesagten durch Ermüdung der am stärksten erregten Young'schen Elemente erklärt werden; Weiss oder Grau muss dann annähernd in der Komplementärfarbe erscheinen. Der simultane Farbenkontrast wird wieder (vgl. p. 571) psychologisch erklärt; neben einem Felde, in welchem ein Young'sches Element vorzugsweise erregt ist, erscheint die ihm entsprechende Komponente des Weiss durch Vergleichung geschwächt, und die anderen ebenso, durch den Mangel der Erregung im primären Felde, verstärkt.

Diese Erklärung versagt indess gegenüber folgender Erscheinung (Hering): Ein

graues Feld erscheint auf röthlichem Grunde auch dann grün, wenn der Grund durch binokulare Farbenmischung (indem der anderen Netzhaut Blau dargeboten wird) violet erscheint; nach der psychologischen Erklärung wäre gelbe Farbe des Feldes zu erwarten.

Die Hering'sche Theorie (p. 571) nimmt ebenfalls Elemente von verschiedener spez. Energie an, ertheilt aber jedem zwei entgegengesetzte Empfindungsqualitäten, je nach Dis- oder Assimilation. Das eine ist das schon erwähnte Schwarz und Weiss empfindende, ein zweites empfindet Roth und Grün, ein drittes Blau und Gelb. Die Prinzipien der Erklärung des successiven und simultanen Kontrastes, des farbigen Abklingens etc. ergeben sich aus dem p. 571 Gesagten. Die Theorie der Gegenfarben erklärt namentlich gut die Erscheinungen der Farbenblindheit. Rothblinde sind meist zugleich grünblind, können Roth und Grün nicht unterscheiden, empfinden dagegen Gelb, was nach der Young'schen Theorie nicht verständlich ist. Welche der beiden Gegenfarben mit der Dissimilation, resp. Assimilation verknüpft ist, bleibt zunächst unentschieden.

Die zahlreichen und mannigfachen Versuche, besonders an Farbenblinden, welche zur Entscheidung zwischen beiden Theorien angestellt sind, haben noch nicht zu einer allgemein acceptirten Entscheidung geführt, und können daher hier übergangen werden, ebenso die neuerdings zur Lösung der erwähnten und anderer Schwierigkeiten versuchten Modifikationen der Young-Helmholtz'schen Theorie.

Aus dem Fehlen der Zapfen bei den Nachtthieren (Eule, Fledermaus), für welche das Farbensehen unnütz wäre, ferner aus der Abnahme des Farbensinns nach der Peripherie der Netzhaut parallel mit der Anzahl der Zapfen, schliesst man, dass die Zapfen die farbenperzipirenden Netzhautelemente sind, während die Stäbchen nur Intensitäten zu unterscheiden vermögen (M. Schultze). Jeder Zapfen müsste dann ein Multiplum von Nervenendigungen enthalten, was in der That von Schultze behauptet wurde.

Auch auf anderem Wege ist man zu dem Schlusse gelangt, dass die Stäbchen farbenblind sind. Das dunkeladaptirte Auge (p. 564) erkennt im schwach beleuchteten Spektrum nur noch Helligkeits- und keine Farbenunterschiede, und zwar liegt das Helligkeitsmaximum nicht wie sonst im Gelb (p. 567), sondern nach dem Violet verschoben (Hering & Hillebrand); überhaupt ist im adaptirten Auge die Lichtempfindlichkeit im Vergleich zur Farbenempfindlichkeit sehr erhöht, was auf erhöhte Erregbarkeit eines besonderen Elementes deutet. Dass letzteres die Stäbchen sind, wird besonders wahrscheinlich dadurch, dass in der Netzhautmitte diese Veränderungen kaum vorhanden sind, stark dagegen in der Peripherie (v. Kries). Auch ist die analoge Erscheinung, dass bei schwacher Beleuchtung Blau viel heller erscheint, als sonst gleich helles Roth (Purkinje'sches Phänomen), in der Netzhautmitte nicht bemerkbar (v. Kries). Wahrscheinlich also sehen wir im Dunkeln nur

mit den durch die Sehpurpurzunahme sehr empfindlichen Stäbchen, und sind dabei farbenblind.

Auf welche Weise die Farben sich in den Zapfen differenziren, ist noch sehr unklar. Bei den Vögeln scheint jeder Zapfen für Eine Farbe bestimmt zu sein. Die Zapfen der Vogelretina sind nämlich einfache Elemente, indem sie nur mit einem einfachen Axencylinder verbunden sind, sie sind also im Sinne der Schultze-schen Theorie Stäbchen; dieselben enthalten aber an der Grenze zwischen Innen- und Aussenglied eine fettartige Kugel, welche bei einem Theil roth, bei den andern gelb, bei noch andern farblos ist (Hannover). Sind nun die Aussenglieder die eigentlichen perzipirenden Elemente, wofür ihre besonderen chemischen Reaktionen, welche von den einfach nervösen der Innenglieder abweichen, ferner ihre Plättchen-struktur und ihr Sehpurpurgehalt spricht, so würde bei den Vögeln jedes Stäbchen vorzugsweise durch eine bestimmte Farbe erreicht und erregt, so dass eine Gruppe von Stäbchen mit verschiedenen Pigmentkugeln den Anforderungen eines Farben-perzeptionsorgans genügen würde, zumal der Eule die farbigen Stäbchen fehlen (M. Schultze). Neuere Messungen (Brücke) deuten übrigens darauf, dass auch beim Menschen die Farben nicht im Bereiche eines einzigen Zapfens, sondern erst im Bereiche eines Zapfenkomplexes unterschieden werden, so dass also vielleicht jeder Zapfen nur Eine Grundfarbe, resp. ein Gegenfarbenpaar perzipirt. Für eine Farbentrennung im einzelnen Zapfen hat man die auch hier vorhandene Plättchen-struktur des Aussengliedes herangezogen, indem die Farben vermöge derselben stehende Schwingungen erzeugen sollen, deren Maximumpunkte für die einzelnen Farben verschieden liegen (Zenker); jedoch ist diese Theorie noch nicht genügend durchgeführt.

Der gelbe Farbstoff der Macula lutea macht namentlich bei starker Entwicklung die Netzhautmitte empfindlicher für Gelb und weniger empfindlich für Violet, wie manche Erfahrungen lehren (Maxwell u. A.). Das bei Santoninvergiftung eintretende Gelbsehen wird von Einigen (M. Schultze) auf Vermehrung des gelben Pigments zurückgeführt, während Andere (Hüfner) eine Lähmung der violetempfindenden Fasern annehmen, besonders weil Anfangs Violetsehen eintritt, was durch anfängliche Reizung dieser Fasern zu erklären wäre.

III. Die Wahrnehmung der Gegenstände.

1. Das uniokuläre Gesichtsfeld.

Die Erkennung von Gegenständen beruht darauf, dass mit jeder Erregung eines Netzhautelementes nicht allein eine Helligkeits- und Farbenempfindung, sondern auch eine Ortsvorstellung verbunden ist. Oben (p. 542) ist gezeigt, dass man von jedem auf der Retina befindlichen Bildpunkt zum Objektpunkt gelangt, wenn man den zugehörigen Sehstrahl zieht. In dieser Richtung verlegt nun auch das Bewusstsein die Ursache jedes Lichteindrucks, welcher durch Erregung eines Retinaelements entstanden ist, nach Aussen. In welche Entfernung auf dieser Linie der Objektpunkt verlegt wird, soll später erörtert werden; vorläufig nehmen wir an, die Verlegung geschehe so, dass sämmtliche

Objektpunkte in einer vor dem Auge schwebenden Fläche zu liegen scheinen. Diese Fläche heisst das Gesichtsfeld. Das Bewusstsein hat nun fortwährend eine Vorstellung von dem Erregungszustande sämmtlicher Netzhautelemente in ihrer gegebenen räumlichen Anordnung, es wird also fortwährend ein Gesichtsfeld gesehen; dieses erscheint schwarz, wenn jede Erregung fehlt; jedem erregten Retinaelement entspricht ein leuchtender, jedem unerregten ein schwarzer Punkt an den diametral gegenüberliegenden Stellen des Gesichtsfeldes. Letzteres ist also mit genau denselben, nur umgekehrten Bildern erfüllt, welche objektiv auf der Retina vorhanden sind. Da nun diese im Verhältniss zu den gesehenen Gegenständen verkehrt sind, so erscheinen letztere im Gesichtsfelde aufrecht.

Der blinde Fleck verursacht keine bemerkbare Lücke im Gesichtsfelde. Der Mangel der optischen Erregung kann nämlich nur empfunden werden, wo lichtempfindliche Nervenendorgane vorhanden sind. Diese fehlen aber im blinden Fleck. Letzterer verhält sich also zum Licht wie irgend eine Hautstelle: wir empfinden mit der Hand nicht Schwarz, obgleich wir keinen Lichteindruck von ihr erhalten. Da nun aber die Gesichtseindrücke der Umgebung des blinden Flecks mittels der Sehstrahlen im Gesichtsfelde lokalisirt werden, so muss das Bewusstsein das Bedürfniss zwischenliegender leuchtender Punkte logisch wahrnehmen, und scheint diese nach Anleitung der Wahrscheinlichkeit sich vorzustellen (E. H. Weber). Daher erscheint bei dem p. 560f. angeführten Versuch an Stelle des verschwindenden Objekts nicht ein schwarzer Fleck, sondern das Weiss des Papiers setzt sich als wahrscheinlichste Ergänzung über die Lücke fort.

Die Ausdehnung des Gesichtsfeldes wird mit sogenannten Perimetern bestimmt, d. h. mit Apparaten, welche Objekte in jeder Richtung in jeden beliebigen Winkelabstand von der Sehaxe zu bringen gestatten. Das Gesichtsfeld erstreckt sich nach aussen weiter als nach innen. Der ganze Bereich beträgt vertikal etwa 100—120, horizontal etwa 135—145 Winkelgrade bei gradeaus gerichtetem Blick; etwas mehr, wenn der Blick etwas nach aussen gerichtet ist, so dass die Nase nicht beschränkend wirkt. Der Einfluss der Nase, welche den temporalen Bezirken der Netzhaut weniger Gelegenheit zur Uebung giebt, scheint auch die Ursache der Asymmetrie der Gesichtsfeldgrenzen zu sein (Donders). Das Blickfeld, d. h. der Bereich des Sehens mit Zuhilfenahme der Augenbewegungen (Helmholtz), umfasst vertikal etwa 200, horizontal etwa 260 Grade.

2. Die Empfindungskreise der Netzhaut, die Gesichtslinie und die Sehschärfe.

Bei vollständiger Akkommodation werden Gegenstände, resp. deren Details, um so leichter erkannt, je grösser ihr Netzhautbild, oder, was dasselbe ist, je grösser ihr Sehwinkel, offenbar weil ein grösseres Netzhautbild mehr perzipirende Elemente bedeckt. Für nahe aneinander befindliche Linien oder Punkte giebt es eine Grenze des Abstandes ihrer Netzhautbilder, unterhalb welcher sie nicht mehr getrennt erscheinen; diesen Abstand kann man (p. 481) als Durchmesser eines Empfindungskreises der Netzhaut bezeichnen und als reziprokes Maass der Sehschärfe benutzen.

Die Sehschärfe zeigt sich in der Fovea centralis am grössten, welche zum schärfsten Sehen benutzt wird, d. h. der Sehstrahl der Netzhautmitte, die Sehaxe oder Gesichtslinie, wird auf den scharf betrachteten Punkt eingestellt, was man als Fixation dieses Punktes bezeichnet. Das Sehen mit der Netzhautmitte nennt man direktes Sehen, der Rest des Gesichtsfeldes wird indirekt gesehen.

Die Gesichtslinie fällt nicht mit der optischen Axe des Auges zusammen, sondern weicht von ihr (vorn) etwas nach innen und und ein wenig nach oben ab; der Winkel zwischen beiden Axen wird mit α bezeichnet und beträgt 3,5—7 Grad (Helmholtz); in Fig. 114, p. 542, welche das rechte Auge von oben gesehen darstellt, ist OB die Gesichtslinie. Befindet sich seitlich vom Auge eine Flamme, so sieht ein auf der anderen Seite befindliches Auge die 3 Spiegelbildchen (p. 547) aus geometrischen Gründen dann in gleichem Abstand (. . .), wenn die optische Axe nicht auf die Mitte zwischen Licht und Auge, sondern um einen Winkel δ näher dem Lichte eingestellt ist (Hermann & Ehrnrooth); hierzu muss jedoch die Gesichtslinie stets auf einen weiter nasalwärts gelegenen Punkt gerichtet werden (Helmholtz); diese Abweichung von der Mitte beträgt $\alpha+\delta$, oder $\alpha-\delta$, je nachdem das Licht auf der Nasen- oder Schläfenseite steht.

Auch mit Berücksichtigung der Winkel α und δ zeigen sich jedoch noch Abweichungen, welche nur von mangelhafter Centrirung der drei brechenden Flächen herrühren können; z. B. stehen die drei äquidistanten Bildchen bei nasalem Licht einander näher als bei temporalem, was sich durch die Annahme erklären lässt, dass der Krümmungsmittelpunkt der Hornhaut temporalwärts von der Linsenaxe liegt (Ehrnrooth). Der Winkel α lässt sich auch durch ophthalmometrische Methoden bestimmen.

Um die Netzhautmitte nimmt die Sehschärfe in koncentrischen Kurven nach der Peripherie ab, nach aussen rascher als nach innen, so dass die Brauchbarkeit des Gesichtsfeldes sich umgekehrt nach aussen

weiter erstreckt als nach innen (vgl. p. 576). Der Rand der Netzhaut nahe der Ora serrata scheint kein Lokalisationsvermögen zu haben, wohl aber noch Lichtempfindung (SCHWEIGGER). Im direkten Sehen wird die Grenze des Sehwinkels zu 50 Sekunden, d. h. der Durchmesser des Empfindungskreises zu 0,0037 mm angegeben, nach Andern aber bis zu 0,002 mm (27 sek.) und weiter herab.

Der kleinste Abstand, in welchem zwei Netzhautbildpunkte noch getrennt wahrgenommen werden können, kann dadurch gefunden werden (VOLKMANN), dass zwei feine Drähte oder Linien, in gleichbleibender Entfernung vom Auge, einander so lange genähert werden, bis sie nicht mehr zu unterscheiden sind und dann der Zwischenraum ihrer Netzhautbilder berechnet wird. Statt die Objekte einander zu nähern, kann man sie auch durch einen verschiebbaren Verkleinerungsapparat (Makroskop) betrachten. Der gefundene Grenzabstand stimmt leidlich zu den anatomischen Werthen: auf 0,01 qmm der Fovea kommen 130—150 Zapfen und Empfindungskreise (SALZER, C. DU BOIS-REYMOND, WERTHEIM). Die Zapfen der Fovea centralis haben etwa 0,002 mm im Durchmesser; es scheint aber nur die Grenzfläche zwischen Aussen- und Innenglied in Betracht zu kommen, welche etwa 0,001 mm im Durchmesser hat (M. SCHULTZE). Da diese Flächen etwas von einander abstehen, so ist es denkbar, dass beim centralen Sehen kleine Punkte, Sterne, dadurch verschwinden, dass ihr Bild in den Zwischenraum fällt; dies wird in der That behauptet (HENSEN).

Es ist wohl kaum zu bezweifeln, dass jedem Zapfen der Fovea eine Opticusfaser entspricht. Dagegen bildet ein Stäbchen keine isolirte Scheinheit, wie die Anatomie lehrt (p. 560). Auch ist anscheinend die Zahl der Opticusfasern viel kleiner als die Summe der Stäbchen und Zapfen. Für das peripherische Sehen genügen vielleicht zur Farbenunterscheidung spärliche Zapfen, selbst wenn jeder nur Eine Grundfarbe perzipirt (p. 575).

Der Umstand, dass die Netzhautperipherie Bewegungen leichter wahrnimmt als Kontouren (EXNER), lässt sich durch die Annahme erklären, dass die einen Empfindungskreis bildenden Zapfenkomplexe hier so in einandergreifen, dass kleine Verschiebungen des Bildes es leicht in einen anderen Empfindungskreis bringen, während für die Sehschärfe dies Verhalten ungünstig ist (v. FLEISCHL).

Die Sehschärfe verschiedener Augen vergleicht man in der Praxis nicht durch Bestimmung der Empfindungskreise, sondern dadurch, dass man die Entfernung d aufsucht, in welcher eine Schriftprobe, welche normal in der Entfernung D erkannt wird, gelesen werden kann (Emmetropie, oder im Falle von Ametropie Korrektion vorausgesetzt); die Grösse $d/D = S$ ist dann ein Maass der Sehschärfe (DONDERS). Bei normaler Sehschärfe werden lateinische Buchstaben, deren Linien durchweg gleich dick sind, und welche 5mal so hoch und so breit sind als die Dicke ihrer Linien (SNELLEN'sche Schriftproben) unter einem Sehwinkel von etwa 5 Minuten, d. h. in der 688fachen Entfernung ihrer Grösse, noch erkannt. Im Alter nimmt die Sehschärfe ab, vermuthlich

wegen optischer Mängel des Refraktionsapparates. Für gelbes Licht ist die Sehschärfe grösser als für andere Farben (MACÉ & NICATI).

3. Die optischen Instrumente.

Sehr kleine oder sehr weit entfernte Gegenstände erscheinen unter zu kleinem Sehwinkel, um erkannt zu werden. Zur Vergrösserung des Sehwinkels dienen die optischen Instrumente, nämlich für kleine Objekte Loupe und Mikroskop, für entfernte die Fernrohre.

Die Loupe ist eine Konvexlinse: innerhalb ihrer Brennweite befindet sich das Objekt, welches also ein virtuelles, aufrechtes, vergrössertes Bild liefert (p. 539). — Beim Sonnenmikroskop (statt der Sonne kann auch jede andere intensive Lichtquelle benutzt werden: elektrisches, Magnesium-, DRUMMOND'sches Licht) liegt das Objekt ausserhalb der Brennweite, nahe dem Brennpunkt, liefert also ein reelles, vergrössertes, verkehrtes Bild, das auf einem Schirm aufgefangen wird. — Beim zusammengesetzten Mikroskop wird das ebenso beschaffene reelle Bild nicht aufgefangen, sondern, ehe es zu Stande kommt, durch eine eingeschaltete Konvexlinse (die sog. Kollektivlinse) etwas genähert und verkleinert (p. 540), und dann durch eine Loupe (Okularlinse) betrachtet, bleibt also verkehrt. Die Hauptaufgabe der Kollektivlinse ist, die Hauptstrahlen gegen die Loupe konvergent zu machen. — Bei allen Fernrohren wird zunächst durch die konvexe Objektivlinse oder einen Konkavspiegel ein reelles verkehrtes Bild des entfernten Gegenstandes entworfen. Beim astronomischen Fernrohr wird dies Bild durch eine konvexe Okularlinse (Loupe) betrachtet, bleibt also verkehrt und wird virtuell; beim terrestrischen Fernrohr wird das reelle verkehrte Bild durch ein zusammengesetztes Mikroskop, welches das Okularsystem bildet, betrachtet, also noch einmal umgekehrt, so dass es aufrecht wird; beim holländischen Fernrohr (Opernglas) kommt das vom Objekt entworfene reelle Bild nicht zu Stande, sondern wird durch eine eingeschaltete Konkavlinse (Okular) virtuell und umgekehrt (vgl. p. 540), so dass die Gegenstände aufrecht erscheinen. Auch kann man im astronomischen Fernrohr das Bild durch mehrfache Reflexion zwischen Objektiv und Okular (PORRO'sche Prismenkombination) aufrecht machen.

Die Vergrösserung eines optischen Instrumentes ist gleich dem Verhältniss zwischen Sehwinkel des Bildes und Sehwinkel des Objekts. Bei Loupen und Mikroskopen denkt man sich Objekt und Bild in Sehweite, so dass das Verhältniss der Sehwinkel einfach gleich dem Verhältniss zwischen Objekt und Bildgrösse ist, auf welches jedoch bei virtuellen Bildern die Sehweite Einfluss hat. Beim Sonnenmikroskop ist die Vergrösserung, wenn alle reellen Abstände von der Linse aus positiv genommen werden,

$$V = \frac{y_2}{y_1} = \frac{a_2}{a_1} = \frac{f}{a_1 - f}, \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (1)$$

worin die Bezeichnungen dieselben sind wie p. 533f. — Bei der Loupe muss das virtuelle Bild in der Sehweite S liegen, also $-a_2 = S$ sein, wodurch a_1 bestimmt ist, nämlich (nach Gl. 29, p. 539)

$$\frac{1}{a_1} = \frac{1}{f} + \frac{1}{S},$$

folglich

$$V = \frac{a_2}{a_1} = \frac{S}{a_1} = \frac{S + f}{f} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (2)$$

Die Vergrösserung einer Loupe ist also für Kurzsichtige geringer. — Beim zusammengesetzten Mikroskop giebt das Objektiv für sich, wenn f_1 seine Brennweite ist, wie oben beim Sonnenmikroskop, die Vergrösserung $V_1 = \frac{f_1}{a_1 - f_1}$; das Okular, dessen Gesammtbrennweite (mit Kollektivlinse) f_2 sei, giebt für sich wie eben entwickelt die Vergrösserung $V_2 = \frac{S + f_2}{f_2}$. Die Gesammtvergrösserung ist also

$$V = V_1 V_2 = \frac{f_1 (S + f_2)}{f_2 (a_1 - f_1)} \quad \ldots \ldots \ldots \ldots (3)$$

Der Abstand L zwischen Objektiv und Okular, die Länge des Mikroskops, muss dann gleich sein der Summe der Bildweite des Objektivs und derjenigen Objektweite der Loupe, welche nöthig ist, damit $-a_2 = S$ werde; beide Summanden erhält man aus Gl. 29, wonach

$$L = \frac{a_1 f_1}{a_1 - f_1} + \frac{S f_2}{S + f_2} \quad \ldots \ldots \ldots \ldots (4)$$

Meist ist nun bei den Mikroskopen L unveränderlich gegeben, so dass also a_1, der Abstand des Objekts vom Objektiv, für jede Sehweite S geändert werden muss. Die Vergrösserung erhält man, wenn man aus den letzten beiden Gleichungen a_1 eliminirt. Man erhält

$$V = \frac{(L - f_1)(S + f_2) - S f_2}{f_1 f_2}, \quad \ldots \ldots \ldots (5)$$

oder, da f_1 und f_2 gegen L und S vernachlässigt werden können:

$$V = \frac{LS}{f_1 f_2} \quad \ldots \ldots \ldots \ldots \ldots (6)$$

Um die Vergrösserung eines Mikroskopes allgemein angeben zu können, nehmen die Optiker die Sehweite S meist zu 250 mm an.

Für das astronomische Fernrohr findet man die Vergrösserung, wenn man den für das Mikroskop gefundenen Werth in Gl. 3 noch mit der Grösse a_1/S multiplizirt, da der Sehwinkel des Objekts seiner Entfernung a_1 umgekehrt proportional ist, der des Bildes aber der Entfernung S; es wird also

$$V = \frac{f_1 (S + f_2) a_1}{f_2 (a_1 - f_1) S}; \quad \ldots \ldots \ldots \ldots (7)$$

für die Länge des Rohres ergiebt sich dieselbe Gleichung wie beim Mikroskop; da hier a_1 durch die Natur gegeben ist, so muss L veränderlich sein; aus der Gleichung folgt, dass das Fernrohr um so mehr ausgezogen werden muss, je kleiner a_1 und je grösser S. Wenn man f_1 gegen a_1 und f_2 gegen S vernachlässigt, so erhält man $V = f_1/f_2$ und $L = f_1 + f_2$; die Länge ist also etwa die Summe der Brennweiten von Objektiv und Okular und die Vergrösserung deren Quotient. Beim Opernglase ist die Länge, wie man leicht findet, etwa gleich der Differenz der Brennweiten; die Vergrösserung ist auch hier gleich dem Quotienten.

4. Die Irradiation.

Helle Gegenstände erscheinen auf dunklem Grunde vergrössert, auf Kosten des Grundes, so dass ein weisser Streifen zwischen schwarzen Feldern breiter aussieht, als ein ebenso breiter schwarzer Streifen auf weissem Grunde. Man erklärte dies früher durch wirkliche Irra-

diation, d. h. nervöse Ausstrahlung der Erregung (vgl. p. 481). Nach der jetzt verbreiteteren Ansicht beruht die Erscheinung nur auf ungenauer Akkommodation, wodurch die hellen Gegenstände in Zerstreuungsbildern erscheinen. Das Bewusstsein hat die Neigung, den halbbeleuchteten Saum (welcher die Breite des Radius der Zerstreuungskreise hat) dem prädominirenden Theile des Bildes hinzuzufügen; nun prädominirt einerseits das Helle vor dem Dunkeln, andererseits aber das Objekt vor dem Grunde. Ist der Grund schwarz, das Objekt weiss, so vereinigt sich beides, um das Objekt auf Kosten des Grundes vergrössert erscheinen zu lassen; ist aber das Objekt schwarz, der Grund weiss, so kann der zweite Einfluss den ersten so übertreffen, dass auch schwarze Linien auf Kosten des weissen Grundes verbreitert erscheinen (Welcker, Volkmann).

5. Entoptische Erscheinungen,

d. h. optische Erregungen, deren Objekt im Auge selbst liegt.

1. Die Mouches volantes und die fixirten Augentrübungen: bewegliche oder seltener feste Trübungen des hellen Gesichtsfeldes, erstere meist in Form von Fasern, Perlschnüren u. s. w. Sie erklären sich aus dem Schatten, welchen Trübungen der brechenden Medien, namentlich des Glaskörpers, auf die Netzhaut werfen; diese Schatten sind um so diffuser, je entfernter von der Netzhaut die Trübung sitzt. Man kann sie jedoch sämmtlich, soweit sie im Glaskörper liegen, scharf projiziren, wenn man parallelstrahliges Licht durch den Glaskörper gehen lässt, d. h. einen leuchtenden Punkt im vorderen Brennpunkt des Auges anbringt.

2. Die Purkinje'sche Aderfigur, der auf die Stäbchenschicht fallende Schatten der Netzhautgefässe (p. 561), eine schwarze Verästelung auf braunrothem Grunde. Der Schatten ist beständig vorhanden und wird deshalb nicht bemerkt; er wird erst auffallend: 1) durch langsame Bewegung eines Lichtes vor dem Auge (Purkinje), wobei die regelmässige Bewegung des Schattens bald auffällt; auch die Fovea centralis wird durch ihren Randschatten sichtbar; 2) durch starke Beleuchtung eines Punktes der Sklera, wobei der Schatten an eine ungewöhnliche Stelle fällt (Purkinje); 3) durch rasches Bewegen einer feinen Oeffnung vor der Pupille (Purkinje), wobei der Schatten durch seine schärfere Begrenzung und seine Bewegung auffällt; nur die zur Bewegung senkrecht verlaufenden Gefässe werden sichtbar; 4) ohne Weiteres beim ersten Aufschlagen der Augen des Morgens, wobei die ausgeruhte Netzhaut durch den Schatten überrascht wird (Hermann).

Bei der ersten Methode wird der wahrnehmbare Schatten nicht direkt von den einfallenden Strahlen, sondern von dem Netzhautbilde der Flamme geworfen; dies geht aus der Bewegungsrichtung der Schattenfigur hervor (H. Müller): dieselbe ist bei Bewegung der Flamme im Meridian gleichsinnig, bei Bewegung in einem Parallelkreise entgegengesetzt. Ist A (Fig. 128) die Flamme, k der Knotenpunkt, so ist c ihr Netzhautbild, b der Schatten des Gefässes g, und a dessen Projektion nach aussen. Bewegt sich nun A nach rechts (A'), so geht c nach links, b ebenfalls nach links, also a wie A nach rechts. Bewegt sich dagegen A senkrecht zur Meridianebene, d. h. zur Zeichnung, z. B. nach oben, so geht c nach unten, b nach oben, also a nach unten. Bei der zweiten und dritten Methode geht der Schatten immer entgegengesetzt der Lichtquelle, seine Projektion also gleichsinnig. — Dass die parallaktische Bewegung des Schattens die Stäbchenschicht als Ort der Wahrnehmung ergiebt, ist schon p. 561 erwähnt. Noch schärfer wird diese Bestimmung, wenn man bei der sub 3) angeführten Methode zwei feine Oeffnungen anwendet; die Gefässe erscheinen dann doppelt, und der Abstand der Doppelbilder bei verschiedenfarbigem Licht lässt erkennen, das kurzwelliges Licht in tieferen Lagen der Zapfenschicht perzipirt wird als langwelliges (A. König & Zumft).

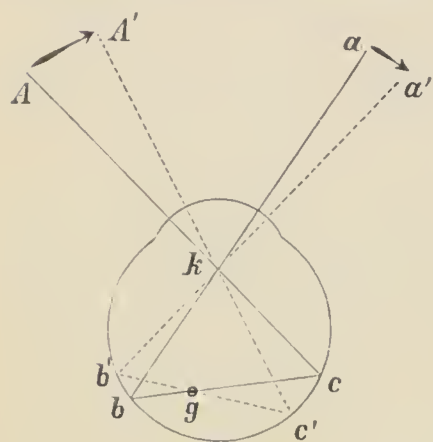


Fig. 128.

3. Die Haidinger'schen Büschel sieht man auf blauem oder weissem Grunde durch ein Nicol'sches Prisma als ein gelbes Doppelbüschel, welches sich mit dem Nicol dreht und in dessen Polarisationsebene seine Axe hat.

Die Ursache liegt wahrscheinlich in der strahlenförmig um die Fovea angeordneten Lage der schrägliegenden Radialfasern im gelben Fleck: da dieselben anisotrop sind, so werden sie die Figur bewirken können, wenn sie die extraordinären blauen Strahlen stärker absorbiren als die ordinären (Helmholtz).

4. Der Kapillarstrom der Netzhautgefässe wird entoptisch bei rasch intermittirendem hellen Lichte (z. B. beim Flimmern rotirender schwarzweisser Sektorenscheiben, oder bei rascher Bewegung der gespreizten Finger vor einer Lampenglocke, Vierordt), ferner beim Betrachten der Sonne durch ein dunkelblaues Glas (Rood), oder durch eine Konvexlinse mit enger Blende (Addarios), in Form bewegter Punkte (Blutkörperchen) wahrgenommen. Die Erklärung dieser Erscheinung ist noch nicht ganz sicher; da die Körperchen nicht als Schatten erscheinen, wird angenommen, dass sie, durch enge Kapillaren sich durchdrängend, mechanisch reizen, die Erscheinung also eigentlich in die Kategorie sub 6 gehört (His).

5. Zahlreiche andere entoptische Erscheinungen, wie die Pur-

KINJE'sche Lichtschattenfigur, der MAXWELL'sche und der LOEWE'sche Ring, sind noch nicht genügend aufgeklärt.

6. Erscheinungen durch nicht optische Reize.

Jede Erregung des nervösen Apparates im Auge oder im Opticusstamm macht entsprechend der spezifischen Energie dieser Gebilde Lichtempfindungen, welche ebenfalls nach Aussen projizirt werden.

1. Mechanische Reizungen. Quetschung oder Durchschneidung des Opticusstammes bewirkt eine blitzartige Erleuchtung des ganzen Gesichtsfeldes (neuerdings von Einigen bestritten); ebenso ein Schlag auf das Auge. Beim Druck auf eine beschränkte Stelle des Augapfels erscheint diametral gegenüber eine sog. Druckfigur, meist ringförmig, wahrscheinlich weil die Mitte der Druckstelle durch Anämie unerregbar wird; bei krankhaft erregbaren Augen genügt sogar die Berührung des die Retina durchfliessenden Blutes, um Lichterscheinungen (Funken, Gefässbilder) hervorzurufen (vgl. auch p. 582 sub 4). Endlich bewirkt eine plötzliche Akkommodationsveränderung im Dunkeln durch die damit verbundene Zerrung des vorderen Netzhautrandes das sog. Akkommodationsphosphen, einen leuchtenden Saum am Rande des Gesichtsfeldes (PURKINJE, CZERMAK); nach Andern (HENSEN & VÖLCKERS, BERLIN) entspricht der Ring nicht dem Rande, sondern dem hinteren Theil der Netzhaut, der, wegen seiner strafferen Befestigung, bei der Zerrung der Chorioidea gedehnt wird. Gleichmässiger Druck auf den Augapfel bewirkt sehr mannigfache und zeitlich wechselnde, zum Theil farbige Erscheinungen im Gesichtsfelde (PURKINJE u. A.), auf welche nicht näher eingegangen werden kann.

2. Elektrische Reizung. Galvanische Ströme, welche durch den Augapfel oder in der Nähe desselben durch den Kopf geleitet werden, erzeugen bei Schliessung und Oeffnung Lichtblitze. Der erstere ist beim aufsteigenden, der letztere beim absteigenden Strome stärker (HELMHOLTZ). Während des Geschlossenseins erscheint das Gesichtsfeld in seiner Helligkeit und Farbe etwas verändert: heller und blauviolet bei aufsteigendem, dunkler und mehr grünlichgelb bei absteigendem Strome (RITTER, SCHELSKE, G. E. MÜLLER). Ausserdem werden, ähnlich wie bei Druck, mannigfache Erscheinungen, Flecken, Ringe etc. im Gesichtsfelde beobachtet (PURKINJE u. A.).

Die Wirkungen des konstanten Stromes lassen sich am einfachsten aus der HERING'schen Theorie (p. 571) erklären, wenn der aufsteigende Strom vorwiegend dissimilativ, der absteigende assimilativ wirkt; da der Angriffspunkt in der Stäbchen- und Zapfenschicht liegt (G. E. MÜLLER), so bedeutet aufsteigender Strom centrifugale Richtung.

7. Subjektive Erscheinungen.

Als Phantasmen oder Hallucinationen bezeichnet man die mannigfachen Bilder, welche beim Einschlafen, im Traume, pathologisch auch im wachen Zustande, ohne reelle Ursache auftreten. Hierher gehören auch die Bilder, welche willkürlich durch die Einbildungskraft mit grösserer oder geringerer Lebhaftigkeit im dunklen Gesichtsfelde erzeugt werden können. Dieselben haften nicht an der Netzhaut oder ihrer angeblichen centralen Projektion (p. 453), denn sie bewegen sich nicht mit dem Auge (Hermann). Im weiteren Sinne werden auch die durch Druck, elektrische Reizung, Kontrast etc. bedingten Lichtempfindungen als subjektive bezeichnet.

IV. Die Bewegungen der Augäpfel.

1. Die Stellungs- und Bewegungsgesetze.

Das Auge besitzt eine sehr grosse Beweglichkeit in der Augenhöhle, und die absolute Beweglichkeit des Sehorgans wird noch durch die des ganzen Kopfes bedeutend vermehrt. Hierdurch wird es möglich, bei Einer Körperstellung fast in allen Richtungen des Raumes Gegenstände zu fixiren. Die grosse Beweglichkeit des Bulbus beruht auf der Art seiner Befestigung in der Orbita. Er ruht nämlich in dem Fettpolster derselben wie der Gelenkkopf eines Kugelgelenks in der Pfanne, ist daher um unzählige Axen drehbar. Gehemmt werden diese Drehungen, welche durch die Augenmuskeln bewirkt werden, erstens durch die Anheftung der Antagonisten, zweitens durch den Widerstand des Opticusstammes. Ausser den Drehbewegungen können noch Ortsveränderungen des Bulbus im Ganzen stattfinden, weil die Umgebung nachgiebig, also die Gelenkpfanne verschiebbar ist. Bei weiter Oeffnung der Augenlider rückt z. B. der Augapfel merklich nach vorn (J. J. Müller u. A.).

Die Lage des Drehpunktes kann dadurch bestimmt werden, dass man den Abstand zwischen rechtem und linkem Hornhautrand mit dem Ophthalmometer misst, und ausserdem den Winkel, um welchen das Auge sich drehen muss, damit einmal der linke und einmal der rechte Hornhautrand sich mit einem nahen Vertikalfaden deckt; dieser Winkel wird an einem Visirbogen gemessen. Im Mittel liegt der Drehpunkt 10,957 mm hinter der Basis der Hornhaut oder 13,557 mm hinter deren Scheitel, d. h. etwas hinter der Mitte der Augenkugel; bei Myopen ist er mehr nach hinten, bei Hypermetropen etwas nach vorn gerückt (Donders & Doljer).

Von anderen Bestimmungsmethoden sei noch folgende erwähnt (Koster). Bei festgestelltem Kopfe werden zwei verschieden entfernte Punkte so aufgestellt, dass sie einander für ein Auge decken; wird jetzt das Auge um einen Winkel φ gedreht, so muss, damit die Punkte sich abermals decken, ihre Verbindungslinie ebenfalls um φ gedreht, aber zugleich um einen Betrag a parallel mit sich selbst verschoben werden; der Drehpunkt ist dann um $a/\sin\varphi$ von der ursprünglichen Lage des nächsten Visirzeichens entfernt.

Die Bewegungen des Augapfels sind nicht ganz frei, sondern durch physiologische Gesetze beschränkt, welche für die Orientirung im Sehraum höchst wichtig sind. Die Gesetze sind theils durch objektive Beobachtungen am Augapfel, theils mit Hilfe des blinden Fleckes festgestellt worden; die vollkommenste Methode s. unten p. 586f.

Das wichtigste dieser Gesetze ist folgendes: Jede Lage der Sehaxe im Kopfe ist mit einer ganz bestimmten Orientirung des ganzen Augapfels verbunden (Donders, Meissner), also von den durch Drehung um die gegebene Lage der Gesichtslinie denkbaren unzähligen Stellungen ist jedesmal nur Eine gesetzmässig. Drehungen des Bulbus um die fest liegende Gesichtslinie, sog. wahre Raddrehungen, sind also ausgeschlossen.

Dies Stellungsgesetz kann nur durch ein Bewegungsgesetz des Augapfels innegehalten werden, welches durch zahlreiche Versuche (Listing, Meissner, Donders, Helmholtz) festgestellt worden ist. Dasselbe lautet: Das Auge macht, von einer bestimmten Primärlage ausgehend, alle seine Drehungen so, dass die Drehaxe zur primären und zur neuen Lage der Gesichtslinie senkrecht steht (Listing'sches Gesetz), die letztere bleibt also bei allen Drehungen des Auges ungedreht (atrop).

Die Gesetze der Augenstellungen ergeben sich aus diesem Gesetz am leichtesten, wenn man beide Augen zusammen betrachtet. Man nennt Visirebene diejenige Ebene, welche durch die Drehpunkte beider Augen geht, und in welcher beide Gesichtslinien, also auch der fixirte Punkt liegt. Eine bestimmte Lage der Visirebene, welche unten (p. 588) genauer definirt werden soll, heisse die Primärlage, und die sagittale Stellung der Gesichtslinie in der Primärlage (wobei also beide Gesichtslinien parallel sind) heisse die Primärstellung der Gesichtslinie, und die dadurch völlig bestimmte Stellung des Bulbus (z. B. geht die Visirebene durch den blinden Fleck) die Primärstellung des Auges. Man nennt nun den Meridian, in welchem die Netzhaut in der Primärstellung des Auges von der Visirebene geschnitten wird, den horizontalen Netzhautmeridian, und den dazu senkrechten den vertikalen.

Wird bei sagittal bleibenden Gesichtslinien die Visirebene gehoben oder gesenkt, so fällt offenbar die gesetzmässige (zur ersten und zweiten Lage der Gesichtslinie senkrechte) Drehaxe mit der Verbindungslinie der Augendrehpunkte (Drehaxe der Visirebene) zusammen, die horizontalen Meridiane bleiben in der Visirebene. Wird ferner bei bleibender Primärlage der Visirebene die Gesichtslinie nach aussen oder innen gewendet, so ist die gesetzmässige Drehaxe senkrecht zur Visirebene, und wiederum bleibt der Horizontalmeridian in der Visirebene. Geht dagegen die Gesichtslinie in irgend eine andere Lage über, so dass die gesetzmässige Drehaxe mit der Visirebene einen schiefen Winkel bildet, so fällt der Horizontalmeridian mit der Visirebene nicht mehr zusammen, sondern bildet mit ihr einen Winkel, den sog. Raddrehungswinkel. Die Raddrehung ist folglich Null: 1. bei allen sagittalen Parallelstellungen der Gesichtslinien, wo also nur Erhebung oder Senkung des Blicks aus der Primärlage stattgefunden hat, 2. bei allen Konvergenzen innerhalb der Primärlage der Visirebene, wo also nur eine Innen- oder Aussenwendung des Blicks bei unveränderter Neigung stattgefunden hat. Raddrehung ist vorhanden, wenn sowohl Erhebung als Seitenwendung erfolgt ist. Die Raddrehung eines Auges hat den Sinn des Zeigers einer von ihm betrachteten Uhr, wenn der Blick nach links und oben oder nach rechts und unten gewendet wird. Man nennt die von der Primärstellung abweichenden Augendrehungen Sekundärstellungen (Manche nennen die mit Raddrehung verbundenen Sekundärstellungen Tertiärstellungen).

Der Uebergang aus einer Sekundärstellung A in eine andere B muss um eine solche Axe geschehen, dass das Auge in der neuen Stellung so orientirt ist, als ob es direkt aus der Primärstellung in sie übergegangen wäre; denn nur so kann das Gesetz erfüllt bleiben, dass mit jeder Lage der Gesichtslinie die Orientirung vollkommen bestimmt ist. Die Drehung, welche diese Bedingung erfüllt, findet man folgendermassen: Man halbire den Winkel zwischen der Primärlage und der Lage A der Gesichtslinie, ebenso den Winkel zwischen der Primärlage und der Lage B derselben; die gesuchte Drehaxe steht dann auf den beiden Halbirungslinien senkrecht (Helmholtz'sche Ergänzung des Listing'schen Drehgesetzes). Ist einer der beiden Winkel Null, d. h. A oder B die Primärlage, so geht das Gesetz in das Listing'sche über.

Die Verifizirung des Listing'schen Gesetzes geschieht am besten dadurch, dass man einem Netzhautmeridian ein lineares Nachbild imprägnirt und durch Projektion desselben auf eine mit horizontalen und vertikalen Linien versehene Wand die Schnittlinie des Meridians mit dieser

Wand für jede Lage der Gesichtslinie feststellt (HELMHOLTZ). Es sei Fig. 129 eine vor dem Auge in der (reduzirten) Entfernung AB befindliche vertikale Ebene, und p der Durchschnittspunkt derselben mit der Gesichtslinie in der Primärstellung. Blickt jetzt das Auge auf irgend einen anderen Kreuzungspunkt der Figur, so stellen die ein Hyperbelsystem bildenden Linien (entsprechend reduzirt) die Richtungen dar, in der die Ebenen des horizontalen und des vertikalen Meridians die betrachtete Ebene schneiden. Man sieht, dass diese Richtungen bei den Sekundärstellungen i. engeren S., d. h. bei Stellungen innerhalb der Linien $h\,h$ und $v\,v$, horizontal, resp. vertikal bleiben, bei allen übrigen Stellungen (Tertiärstellungen) aber vermöge der Raddrehung von der horizontalen, resp. vertikalen Richtung abweichen. Wird in der Primärstellung das vertikale stark gezeichnete Kreuz bei p fixirt, und so dem vertikalen und horizontalen Meridian ein Nachbild imprägnirt, so bleibt dasselbe in den Sekundärstellungen (s, $s_,$) unverändert, nimmt aber in den Tertiärstellungen t und $t_,$ die angegebene Lage ein, erscheint also schräg und zugleich nicht mehr rechtwinklig, entsprechend den Durchschnittslinien der beiden (natürlich stets zu einander vertikalen) Meridianebenen mit der betrachteten Ebene. Wäre das Kreuz in p (wie das punktirte) so gestellt, dass sein einer Schenkel in die Linie $p\,t$, in der sich der Blick bewegt, fällt, so würde keine Verziehung des Nachbildes bei t eintreten.

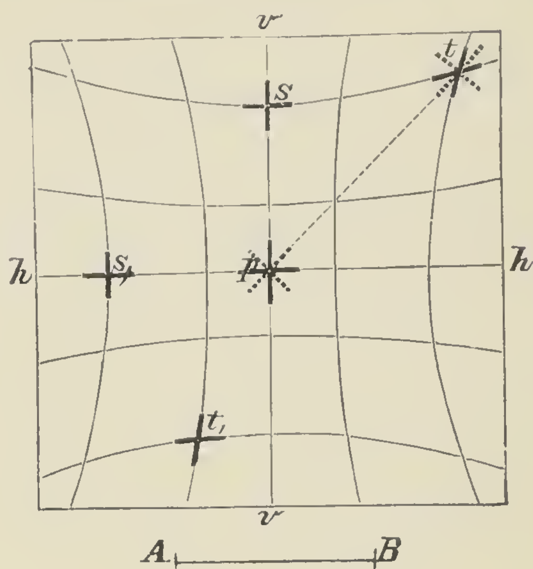


Fig. 129.

Die Wirkungen des LISTING'schen Gesetzes lassen sich auf dem Wege der analytischen Geometrie oder der sphärischen Trigonometrie leicht ableiten. Ist α die vertikale und β die horizontale Abweichung der Gesichtslinie von der Primärstellung, so findet man den Raddrehungswinkel γ aus der Gleichung (HELMHOLTZ):

$$-\tang \gamma = \frac{\sin \alpha \sin \beta}{\cos \alpha + \cos \beta}$$

oder

$$-\tang \frac{\gamma}{2} = \tang \frac{\alpha}{2} \tang \frac{\beta}{2};$$

auch diese Gleichungen zeigen, dass für $\alpha = 0$ oder $\beta = 0$ die Raddrehung 0 ist. Am bequemsten lassen sich die Raddrehungsgesetze durch Modellvorrichtungen überblicken (Phänophthalmotrop von DONDERS, Blemmatotrop von HERMANN).

Die Gesetze, welche die Augendrehungen beherrschen, sind nothwendige Bedingungen der Orientirung im Raume. Wäre bei gegebener Lage der Gesichtslinie jede Stellung der Netzhautmeridiane möglich, so könnte eine fixirte Linie sich in jedem Meridian abbilden, und wir müssten, um ihre Richtung zu erkennen, nicht blos die Stellung der Gesichtslinie zum Kopf, sondern dazu auch die Orientirung der Netzhautmeridiane zum Kopf wahrnehmen; letzteres wird durch jene gesetzmässigen Beziehungen erspart. Wenn aber mit jeder Gesichtslinienstellung eine bestimmte Augenstellung gesetzmässig verbunden sein soll, so konnte dies, wie mathematisch nachweisbar, durch kein anderes Gesetz einfacher, als durch das Listing'sche erreicht werden, welches also durch das Prinzip der leichtesten Orientirung verlangt wird und sich vermöge seiner Zweckmässigkeit allmählich beim Individuum, oder auch durch natürliche Züchtung, herangebildet haben mag (Helmholtz). Die Primärstellung, deren Definition darin liegt, dass von ihr aus reine Erhebungen und reine Seitenwendungen ohne Raddrehung stattfinden, muss nach jenem Prinzip in der Mitte des ganzen Bewegungsfeldes liegen, und entspricht in der That der Axe des Orbitalkegels.

In keinem Widerspruch mit diesen Prinzipien steht die Thatsache (Javal, Skrebitzky, Nagel, bestritten von Contejean & Delmas), dass bei seitlichen Kopfneigungen eine wirkliche (kompensatorische) Raddrehung stattfindet, welche anscheinend mit der Kopfdrehung in unabänderlichem nervösem Konnex steht, dass ferner beim Binokularsehen, namentlich zum Behuf des Einfachsehens (s. unten), mannigfache Abweichungen vom Listing'schen Gesetze vorkommen (Meissner, Hering u. A.). Die kompensatorische Raddrehung ist, ebenso wie der kompensatorische Nystagmus (s. unten) an das Labyrinth gebunden (Nagel).

Zur Orientirung im Raume trägt wesentlich bei, dass die Augen die Tendenz haben, ihre Sehrichtung unabhängig von den Kopfbewegungen durch kompensatorische Bewegungen festzuhalten. Am entschiedensten zeigt sich diese unbewusste, reflektorische Thätigkeit in dem schon p. 440 erörterten Nystagmus bei passiven Rotationen, ebenso beim Eisenbahnfahren (p. 507); die Augen bleiben gegen die Rotation zurück, so weit sie können, und holen ruckweise das Versäumte nach.

2. Die Wirkungen der Augenmuskeln.

Die Wirkungsweise jedes einzelnen Augenmuskels, d. h. die Lage der Axe, um welche er für sich allein das Auge zu drehen vermag, lässt sich berechnen, wenn man vorher den Ort seines Ursprungs in der Orbita (für den Obliquus superior statt dessen den Ort der Trochlea) und seines Ansatzes am Bulbus kennt; die Lage dieser Punkte wird ausgedrückt durch die Abscissenlängen, welche die von ihnen auf drei

zum Auge feste Koordinatenaxen gefällten Lothe auf diesen abschneiden, und die Lage der Drehaxe durch die drei Winkel, welche sie mit den drei Koordinatenaxen des Auges in der Ausgangsstellung bildet. Als natürlichste Koordinatenaxen des Auges ergeben sich die Gesichtslinie und die äquatorialen Durchmesser des horizontalen und vertikalen Meridians (Queraxe und Höhenaxe). Aus solchen Bestimmungen (Ruete, Fick) ergiebt sich für die Primärstellung: 1. die sechs Augenmuskeln stellen drei Antagonistenpaare dar, d. h. je zwei haben eine gemeinsame Drehaxe; 2. die Drehung des Rectus externus und internus fällt mit der Höhenaxe zusammen, d. h. sie drehen den Hornhautscheitel rein nach aussen und innen; 3. die Drehaxe des Rectus superior und inferior liegt im Horizontalschnitt des Auges, weicht aber von der Queraxe nach vorn und innen um etwa 20° ab, die Muskeln drehen also die Hornhaut nach oben und etwas innen, resp. unten und etwas innen; 4. die Drehaxe der Obliqui liegt ebenfalls im Horizontalschnitt, und bildet mit der Queraxe nach vorn und aussen einen Winkel von 60°; sie drehen also die Hornhaut: der Obl. superior nach aussen und unten, der Obl. inferior nach aussen und oben. Sowie das Auge nicht mehr in Primärstellung ist, ändern sich natürlich die Drehaxen.

Die Listing'schen Drehaxen für Drehung aus der Primärlage liegen sämmtlich in der zur Gesichtslinie senkrechten und äquatorialen Ebene (p. 585). Von den Drehaxen der Augenmuskeln liegt nur die des Rectus ext. und int. in dieser Ebene, für jede andere als reine Aussen- und Innenwendung des Blickes müssen also mehrere Muskeln zusammenwirken. Man findet die resultirende Drehwirkung mehrerer Muskeln, sowie auch umgekehrt die erforderliche Wirkung der einzelnen bei geforderter Drehung des Auges, nach dem p. 324 besprochenen Parallelogramm der Drehmomente.

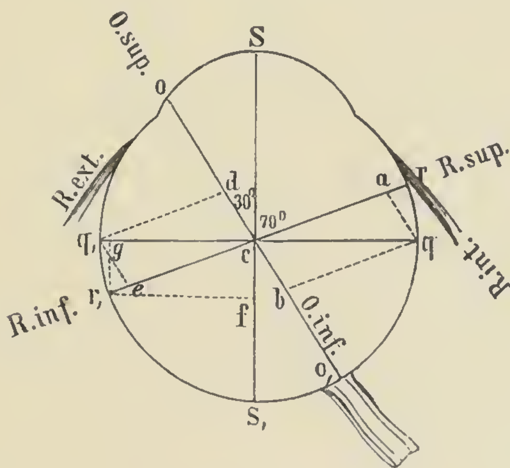


Fig. 130.

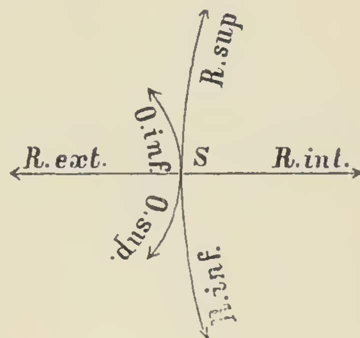


Fig. 131.

Fig. 130 stellt den Horizontalschnitt des linken Auges dar, SS_1 die Gesichtslinie, qq_1 die Queraxe. Die Ebene enthält nach dem oben Gesagten die Drehaxe des Rect. sup.

und inf. $rr_{,}$ und die der Obliqui $oo_{,}$. Die Figur zeigt, dass zu einer Drehung des Bulbus um die Queraxe mit dem Moment cq (in der Richtung Hornhaut nach oben) der Rectus superior und Obliquus inferior zusammen wirken müssen und zwar im Verhältniss von ca und cb. Für eine gleich grosse Drehung $cq_{,}$ im entgegengesetzten Sinne (Hornhaut nach unten) müssen Obliquus superior und Rectus inferior im Verhältniss von cd und ce zusammenwirken. Ferner zeigt die Figur, dass der Rectus inferior für sich nicht blos eine Drehung um die Queraxe (cg), sondern auch eine um die Gesichtslinie (cf) bewirken würde, etc. In Fig. 131 ist die Bewegung des Hornhautscheitels S durch die einzelnen Augenmuskeln dargestellt; die Figur bedarf keiner Erläuterung, als dass die Längen der Bahnen von S ab jedesmal einer Drehung von 50° entsprechen. Durch Vorrichtungen, in welchen die Augen durch Kugeln, die Zugrichtungen der Muskeln durch über Rollen gehende Schnüre dargestellt sind (Ophthalmotrop von Ruete und Knapp) lässt sich die Zusammenwirkung der Muskeln und die Inanspruchnahme derselben bei verlangter Drehung leichter als durch Rechnung übersehen.

Mit Ausnahme des Menschen und der Affen besitzen die Säugethiere, ebenso die Frösche, noch einen den Sehnerven trichterförmig umgebenden Retractor bulbi, welcher vom Abducens innervirt wird, und dessen Kontraktion nicht allein den Bulbus zurückzieht, was wegen der lateralen Offenheit der Augenhöhle möglich ist, sondern auch die Nickhaut vorschiebt. Bei den Vögeln inseriren sich an den Augapfel ausser den eigentlichen Augenmuskeln zwei besondere, die Nickhaut bewegende, ebenfalls vom Abducens versorgte Muskeln.

3. Die motorische Korrespondenz beider Augen.

Beide Augäpfel sind in ihren Bewegungen sehr von einander abhängig, sie bilden einen einzigen Apparat, welcher sich immer in solchen Stellungen hält, in welchen möglichst viele Punkte, namentlich aber diejenigen Gegenstände, welche direkt gesehen werden, einfach erscheinen. Das Hauptgesetz ist daher, dass beide Gesichtslinien stets sich in einem vor den Augen liegenden Punkte, dem Fixationspunkte, schneiden, so dass sie immer in einer gemeinsamen Ebene, der Visirebene, bleiben und nach vorn konvergiren oder parallel sind. Abweichungen hiervon nennt man Schielen (Strabismus); die gewöhnlichste ist die, dass das eine Auge an dem vom anderen fixirten Punkte vorbeivisirt, eine seltenere die, dass das eine Auge nach oben, das andere nach unten blickt. Die letztere Schielart lässt sich jedoch willkürlich an der Hand des binokularen Einfachsehens hervorbringen, wenn man vor ein Auge ein Prisma bringt, welches das Bild nach oben oder unten verschiebt (Helmholtz), oder wenn man zwei nebeneinander befindliche stereoskopische Ansichten ohne Apparat zur Deckung bringt (vgl. unten Fig. 141), und nun das Blatt langsam in seiner Ebene dreht; jedes Auge folgt dann seinem Bilde, das eine nach oben, das andere nach unten; die Elevationsdifferenz kann bis über 16° getrieben

werden (Hermann). Auch macht, wenn man ein einzelnes Bild dreht, das entsprechende Auge abnorme Raddrehungen (vgl. p. 588), so dass das Einfachsehen bestehen bleibt. Man ersieht hieraus, dass die ganzen Gesetze der Augenbewegungen dem Zwecke des binokulären Einfachsehens untergeordnet sind, und sich wahrscheinlich unter diesem Einfluss entwickelt haben. Dem Individuum sind sie angeboren; schon der Neugeborene fixirt binokulär.

Da die Bewegungen beider Augen keineswegs symmetrisch sind (nur bei Fixirung median gelegener Objekte ist dies der Fall), so ist zur Erklärung der motorischen Korrespondenz die sehr wahrscheinliche Annahme gemacht worden (Hering), dass das Doppelauge zwei Bewegungstendenzen hat: 1) gleiche Erhebung und Seitenwendung; dies würde, für sich genommen, stets Parallelismus der Sehaxen bedingen: 2) gleiche Einwärts- oder Auswärtsdrehung. Aus dem Zusammenwirken dieser beiden Momente folgt die wirkliche Einstellung in jedem Einzelfalle, wobei Kompensationen, sei es der antagonistischen motorischen Innervationen, sei es der antagonistischen Muskelzüge, stattfinden.

Der centrale Konnex der Augenmuskelnerven hat seinen Sitz in den Vierhügeln. Mit der zweiten eben genannten Bewegung ist zugleich die Akkommodation und die Pupillenverengerung beider Augen dergestalt assoziirt, dass auch diese beiderseits im Allgemeinen stets gleich sind. Jedoch gilt dies nur für diejenigen Thiere, welche wie der Mensch ein gemeinsames Gesichtsfeld und nur partielle Kreuzung der Sehnerven (s. unten) haben (Luchsinger, Steinach).

Beim Menschen ist Akkommodation und Pupillenweite auch bei asymmetrischen Augenstellungen meist gleich. Nur bei Asymmetrie beider Kopfhälften, welche sehr häufig ist, pflegen auch die Pupillen ungleich zu sein, und zwar auf der kleineren Seite weiter (Iwanow). Wird ein Auge atropinisirt, so verengt sich durch den grösseren Lichteinfall die andere Pupille.

V. Das binokuläre Sehen.

Beim gewöhnlichen Sehen wirken beide Augen zusammen; die Vortheile, welche dadurch geboten werden, sind: 1. Korrektionen von Fehlern etc. eines Auges durch das andere; z. B. korrespondirt der blinde Fleck des einen Auges mit einer sehenden Stelle des andern (s. unten); 2. eine vollkommenere Raumanschauung, da das Betrachten eines Gegenstandes von zwei verschiedenen Standpunkten aus statt einer blossen Flächenprojektion auch die Ausdehnung in der dritten Dimension zur Anschauung bringt; 3. genauere Schätzung der Grösse und Entfernung der Gegenstände.

Der Abstand beider Augen, resp. ihrer Drehpunkte (p. 584), variirt mit der Schädelbreite, etwa zwischen 60 und 70 mm. Als Mittelwerth wird 63,5 mm angegeben (Volkmann). Der Abstand der Drehpunkte wird am genauesten folgender-

massen bestimmt (Helmholtz): Mittels eines Zahnbrettchens wird in Augenhöhe ein horizontaler Papierstreif in Sehweite am Kopf befestigt, und so lange verkürzt, bis bei paralleler Gesichtslinienstellung die Doppelbilder des Streifens sich grade berühren: die nunmehrige Länge ist der gesuchte Abstand.

1. Die Korrespondenz beider Netzhäute.

Trotz des Sehens mit zwei Augen erscheinen die Gegenstände im Allgemeinen einfach; dies kann nur dadurch geschehen, dass die Erregung gewisser zusammengehöriger Punkte beider Netzhäute im Bewusstsein an dieselbe Stelle des Raumes verlegt wird, mit anderen Worten: dass beide Augen nur Ein gemeinschaftliches Gesichtsfeld haben, und dass die durch Erregung zweier zusammengehöriger Punkte entstehenden Lichteindrücke an Einer Stelle jenes Gesichtsfeldes erscheinen. Solche zusammengehörige Netzhautpunkte nennt man zugeordnete, korrespondirende oder identische. Ein mit beiden Augen bei irgend einer Stellung derselben einfach gesehener Gegenstand muss also auf die beiden Netzhäute so seine Bilder werfen, dass die beiden Bildpunkte jedes Objektpunktes auf zwei identische Netzhautpunkte fallen.

Werden beiden Augen, und zwar korrespondirenden Netzhautgegenden, Objekte dargeboten, die nach Kontour, Helligkeit oder Farbe verschieden sind, so tritt meist abwechselnd das eine und das andere im gemeinsamen Gesichtsfelde auf (Wettstreit der Gesichtsfelder). Nur Figuren, die sich bequem zu einer einheitlichen vereinigen lassen, geben ein zusammengesetztes, aber auch hier sehr schwankendes Bild. Mischungen der Helligkeiten (Grau aus Schwarz und Weiss) und der Farben treten bei manchen Personen nie auf, während andere solche, zugleich mit der Empfindung des Glanzes (s. unten sub 4. e), wahrnehmen. Zwischen den Eindrücken beider Augen werden simultane und successive Kontrasterscheinungen nach denselben Prinzipien wahrgenommen, als ob die erregten Elemente demselben Auge angehörten.

Die angeführten Thatsachen, sowie einige unten zu erwähnenden Erfahrungen der Stereoskopie, lehren, dass auch bei binokulärer Vereinigung die Erregungen beider Augen gesondert bestehen, die Identität also unmöglich darin bestehen kann, dass vermöge centraler Verbindung zweier korrespondirender Opticusfasern dieselben nur Eine gemeinsame Nervenzelle erregen. Eine ungleich wahrscheinlichere Erklärung ist die, dass die Eindrücke identischer Stellen nur in Hinsicht auf Raumanschauung durch einen psychischen Akt verschmolzen werden, und diese Verschmelzung empiristisch erworben ist durch die Erfahrung, dass sie wirklich bei richtigem Gebrauch der Augen immer

von Einem Objekt herrühren; diese Annahme erklärt zugleich die beim stereoskopischen Sehen vorkommenden Abweichungen vom strengen Identitätsgesetz, sowie die Konvergenz der vertikalen Trennungslinien, die aus der Geläufigkeit des Fussbodens als Hauptobjekt abgeleitet werden kann (s. unten); endlich erwerben Schielende eine Korrespondenz von normal durchaus nicht identischen Netzhautstellen.

Die Frage des Verhaltens der Opticusfasern im Chiasma hat für die Entscheidung dieser Fragen wenig Bedeutung. Beim Menschen findet eine ungefähr halbe Kreuzung im Chiasma statt, und zwar so, dass die beiden rechten Netzhauthälften schliesslich ihre Fasern in den rechten Tractus, die beiden linken in den linken senden; dies lässt sich namentlich durch die partielle Degeneration in beiden Tractus nach Exstirpation des einen Auges nachweisen (Gudden u. A.). Der gekreuzte Antheil liegt beim Menschen und Hunde medial, bei Kaninchen und Katze lateral. Streitig und anscheinend individuell wechselnd ist das Massenverhältniss des gekreuzten und des ungekreuzten Theiles. Bei Lähmung eines Tractus entsteht in Folge der halben Kreuzung gleichnamige Hemiopie, d. h. Erblindung zweier korrespondirender Netzhauthälften, also Wegfall einer Hälfte des Gesichtsfeldes. Aehnliche Erscheinungen treten bei Thieren nach einseitigen Exstirpationen des Occipitallappens auf (vgl. p. 451). In der Thierreihe schwankt der relative Kreuzungsbetrag des Chiasma sehr bedeutend; es giebt Thiere mit unzweifelhaft totaler Kreuzung (bei Knochenfischen geht sogar ein Opticus ohne Verbindung über den andern hinweg). Merkwürdigerweise sind beim Menschen Fälle ohne jede Kreuzung, d. h. ohne Chiasma, bei normalem Sehakt, beobachtet (Vesal u. A.); da übrigens äussere Kreuzungen innerhalb des Gehirns ganz oder theilweise kompensirt oder nachgeholt werden können, so verliert die Frage viel von ihrer Bedeutung für die Physiologie der Identität, zumal wenn letztere erworben und veränderlich ist. Zu beachten ist, dass bei sehr vielen Thieren die Augen seitwärts gerichtet sind, ihre Gesichtsfelder also nicht gemeinsam sind, sondern sich ergänzen (vgl. auch p. 591).

2. Die Lage der identischen Punkte und der Horopter.

Ueber das Lageverhältniss der identischen Punkte ergeben sich sofort folgende Gesetze: 1. Da ein mit beiden Augen fixirter Punkt C (Fig. 132), dessen Bilder also auf die Endpunkte der Gesichtslinien c und c_1 fallen, einfach erscheint, so müssen die beiden Endpunkte der Gesichtslinien c und c_1 identische Punkte sein. 2. Fixirt man nun die Mitte C eines Gegenstandes, welcher einfach erscheint, so müssen, wie die

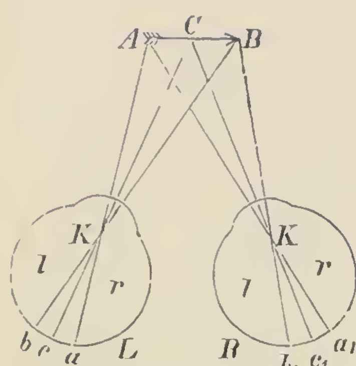


Fig. 132.

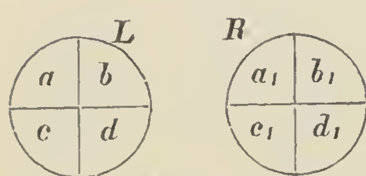


Fig. 133.

einfache Konstruktion der Figur ergiebt, für alle Punkte der rechten Hälfte einer Netzhaut die identischen Punkte in der rechten Hälfte der anderen liegen, und umgekehrt (daher das p. 591 erwähnte Verhalten, betr. den blinden Fleck); ferner für die der oberen Netzhauthälfte eines Auges in der oberen des anderen, für die der unteren in der unteren des anderen. Sind die Kreise *L* und *R* (Fig. 133) Projektionen der beiden Netzhäute, so sind die gleichbezeichneten Quadranten a, a_1 u. s. w. identisch. Die beiden Meridiane, welche diese identischen Quadranten trennen, heissen Trennungslinien.

Zieht man bei einer gewissen Augenstellung für je zwei identische Punkte die zugehörigen Sehstrahlen, und verlängert sie über das Auge hinaus, bis sie sich (wenn überhaupt) schneiden, so sind die Durchschnittspunkte offenbar Punkte, welche bei dieser Augenstellung einfach erscheinen. Den Inbegriff aller derjenigen Punkte im Raum, welche bei einer bestimmten Augenstellung einfach erscheinen, nennt man den Horopter für diese Stellung. Hätte man für eine Augenstellung den Horopter auf irgend eine Weise vollständig ermittelt, so wäre dadurch offenbar das Lageverhältniss der identischen Punkte bestimmt, und für jede andere Augenstellung der Horopter zu konstruiren. Umgekehrt kann man für jede Augenstellung den Horopter aus dem Lageverhältniss ableiten. In Bezug auf letzteres ist nun die einfachste Annahme die, dass, wenn man beide Netzhäute sich mit den entsprechenden Trennungslinien aufeinander gelegt denkt, alle sich deckenden Retinapunkte identische seien. Dies ist jedoch, auch abgesehen von der nicht genau sphärischen Gestalt der Netzhaut (von welcher man sich unabhängig machen kann, indem man statt der identischen Netzhautpunkte identische Richtungslinien annimmt), nicht in aller Strenge der Fall. Namentlich sind die vertikalen Trennungslinien nicht mit den vertikalen Meridianen (p. 585) identisch. Liegen die horizontalen Meridiane (Trennungslinien) in Einer Ebene, so konvergiren die vertikalen Trennungslinien für die meisten Augen etwas nach unten (Helmholtz, Volkmann). Die vertikalen Trennungslinien sind zugleich die scheinbar vertikalen Meridiane; d. h. ihre Bilder erscheinen zu denen der horizontalen senkrecht, obgleich sie es nicht wirklich sind. Der Winkel zwischen den ersteren beträgt 0 bis

3^0, und kann merkwürdigerweise in kurzer Zeit beträchtlich schwanken (Donders).

Mit Hilfe der obigen Annahme und der eben erwähnten Abweichung lässt sich durch geometrische Ableitung oder durch Rechnung der Horopter feststellen. Die Resultate der Rechnung werden durch Versuche bestätigt, woraus sich umgekehrt die Richtigkeit des angegebenen Lageverhältnisses der identischen Punkte ergiebt.

Eine allgemeine Ableitung des Horopters kann auf folgendem Wege geschehen (Helmholtz): Jeder Netzhautpunkt kann als Durchschnittspunkt eines Meridianes und eines Parallelkreises (Kreise, welche concentrisch um die Fovea centralis, gleichsam den Pol der Netzhautkugel, verlaufen) betrachtet werden. Man kann nun berechnen: 1. den Meridianhoropter, d. h. den Inbegriff der Durchschnittslinien von je zwei durch identische Meridiane (und die Knotenpunkte) gelegten Ebenen; 2. den Cirkularhoropter, d. h. den Inbegriff der Durchschnitte von je zwei durch identische Parallelkreise und die Knotenpunkte gelegten Kegelflächen; es ist dann 3. der Punkthoropter, d. h. der gesuchte Horopter der identischen Punkte, offenbar der Durchschnitt des Meridianhoropters und des Cirkularhoropters, also, als Durchschnitt zweier Flächen, im Allgemeinen eine Raumkurve.

Eine zweite Ableitungsmethode (Hering, Helmholtz) lässt die Ebene des vertikalen Meridians um die Höhenaxe, und die des horizontalen um die Queraxe rotiren, die so erhaltenen Netzhautschnitte heissen Längs- und Querschnitte. Längsschnitte von gleichem Breitenwinkel (d. h. Winkel mit der Ebene des Vertikalmeridians) sind identisch; die Durchschnittslinien der Ebenen identischer Längsschnitte bilden zusammen den Horopter der Längsschnitte. Ebenso bilden die identischen Querschnitte (von gleichem Längenwinkel) ein System von Durchschnittslinien, den Horopter der Querschnitte. Der Durchschnitt beider Horopter ist der gesuchte Punkthoropter.

Beide Methoden müssen natürlich bei richtiger Ausführung gleiche Resultate geben. Indessen hat jede derselben ihr besonderes Interesse, weil nicht blos der Punkthoropter, sondern auch die Linienhoropter, welche zu dessen Ermittelung führen, von Bedeutung sind; dies gilt namentlich von dem oben erwähnten Meridianhoropter. Eine grade Linie, welche in einem Punkte fixirt wird, bildet sich nämlich offenbar in einem Netzhautmeridian ab. Wenn nun eine Linie auf zwei identischen Meridianen sich abbildet, so muss sie einfach erscheinen, auch wenn die einzelnen Punkte derselben nicht auf identische Punkte fallen. Denn die Doppelbilder werden sich dann im gemeinsamen Sehfelde so decken, wie die Linien AB und ab in Fig. 134. Der Meridianhoropter oder die Normalfläche (v. Recklinghausen) hat also die Eigenschaft, dass zwar nicht alle in ihm liegenden Punkte, aber wohl alle in ihm liegenden graden Linien einfach erscheinen.

A a B b

Fig. 134.

Für die praktische Ausführung der Berechnung ist die erste der oben genannten Methoden vortheilhafter, namentlich weil sie eine Berücksichtigung der p. 594 erwähnten Abweichung der physiologischen Vertikalmeridiane gestattet. Auf die Resultate dieser Berechnung kann hier nicht eingegangen werden, weil eine er-

schöpfende Behandlung des schwierigen Horopter-Problems die Grenzen dieses Buches überschreiten würde. Statt dessen werden im Folgenden diejenigen Horopterbestimmungen behandelt werden, welche sich durch einfache geometrische Betrachtung ergeben.

1. In der Primärstellung und bei den Sekundärstellungen mit parallelen und gradeaus gerichteten Gesichtslinien ist der Horopter eine der Visirebene parallele Ebene, welche durch den Schneidepunkt der beiden Höhenaxen geht. Da es aber hier sich um die physiologischen Höhenaxen handelt, deren Schneidepunkt etwa 1,5 Meter unter der Visirebene liegt (vgl. p. 594), so liegt die Horopterebene, welche sonst unendlich weit nach unten entfernt sein müsste, nur etwa 1,5 Meter unter der Visirebene. Ist also der Blick horizontal gradeaus in die unendliche Ferne gerichtet, so ist der Fussboden die Horopterfläche, was für das Sehen in dieser Stellung von Wichtigkeit ist (Helmholtz). Doch soll ein hierzu passender Meridianwinkel nur bei einzelnen Personen vorkommen (Hering; Donders & Moll; vgl. p. 595).

2. Bei konvergenten symmetrischen Sekundärstellungen ohne Raddrehung, d. h. mit Primärlage der Visirebene, besteht der Horopter aus zwei Linien: a) einem durch den fixirten Punkt und beide Knotenpunkte gehenden Kreise in der Visirebene (J. Müller), b) einer zu diesem senkrechten durch den fixirten Punkt gehenden Graden (Prevost).

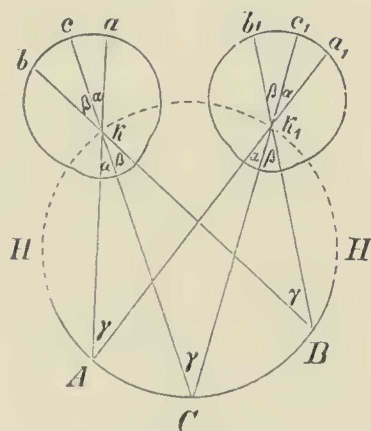


Fig. 135.

Zu a). In Fig. 135 sind die beiden Augenquerschnitte durch die horizontalen Trennungslinien gelegt, die Ebene des Papiers also Visirebene, c und c_1 sind die Endpunkte der Gesichtslinien, C der fixirte Punkt. Die identischen Punkte zu zwei Punkten der horizontalen Trennungslinie, a und b, sind a_1 und b_1. Die zugehörigen Sehstrahlen schneiden sich in den Punkten A und B, welche also Punkte der gesuchten Horopterlinie sind. Man sieht nun sofort, schon aus der Winkelbezeichnung an den Knotenpunkten k und k_1, dass die Winkel bei $A, B, C (\gamma)$ sämmtlich einander gleich sind. Sie müssen also, da sie die gemeinschaftlichen Fusspunkte k und k_1 haben, sämmtlich Peripheriewinkel eines zugleich durch k und k_1 gehenden Kreises HH sein, in welchem sich auch die Sehstrahlen aller übrigen identischen Punkte der horizontalen Trennungslinien schneiden. Zu b). In Fig. 136, welche auf Papier abzuzeichnen und längs der Linie HH so zu brechen ist, dass beide Seiten nach vorn konvergiren, sind die beiden Augendurchschnitte durch die vertikalen Trennungslinien gelegt, so dass die beiden konvergirenden und sich in HH schneidenden Ebenen die der vertikalen Meridiane sind; man sieht nun sofort, dass die Sehstrahlen aller Punkte der Trennungslinien, welche gleichweit vom End-

punkt c, c_1 der Gesichtslinie entfernt sind, also z. B. a und a_1, b und b_1 sich in Punkten der Durchschnittslinie HH treffen. In Wirklichkeit ist aber die mediane Horopterlinie nicht genau senkrecht zur Visirebene, weil die wahren vertikalen Trennungslinien nicht vertikal zu derselben stehen (p. 594). — Alle identischen Sehstrahlenpaare, die nicht zum vertikalen oder horizontalen Meridian gehören, schneiden sich überhaupt nicht.

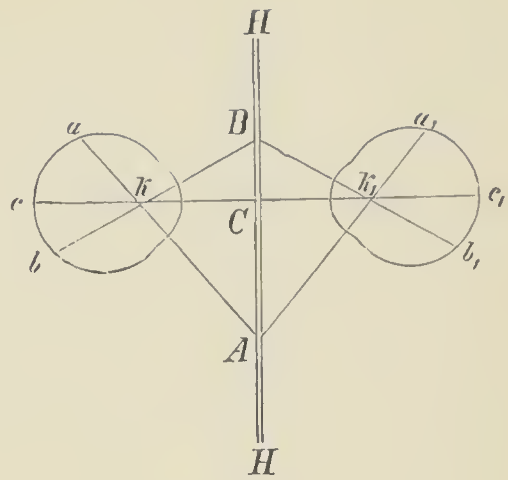


Fig. 136.

3. Bei (symmetrischen) Sekundärstellungen mit Raddrehung (sog. Tertiärstellungen) bilden sowohl die vertikalen als die horizontalen Trennungslinien beider Augen mit einander Winkel. Legt man durch jede vertikale Trennungslinie eine Ebene, so schneiden sich diese beiden in einer zur Visirebene geneigten graden Linie (den Augen oben näher beim Blick nach oben und innen oder nach unten und aussen), auf welche sich der Horopter hier beschränkt.

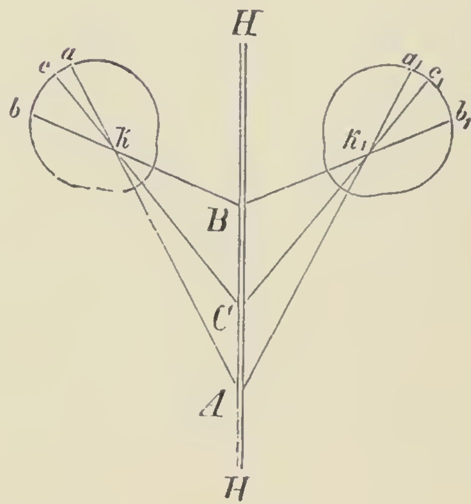


Fig. 137.

Dies verdeutlicht Fig. 137, welche ebenso wie Fig. 136 abzuzeichnen und in HH zu brechen ist. In dem gekniffeten Modell ist cCc_1 die Visirebene und HH die zu ihr geneigte Durchschnittslinie der beiden Trennungsebenen, wie in Fig. 136. Man sieht nun, dass auch die Sehstrahlen aller in den vertikalen Trennungslinien gelegenen identischen Punkte, z. B. a und a_1, b und b_1, sich in HH schneiden, dass diese Linie also den Horopter der vertikalen Trennungslinien darstellt. — Legt man auch durch die horizontalen Trennungslinien Ebenen, so schneiden sich auch diese in einer Linie; die Sehstrahlen identischer Punkte der horizontalen Trennungslinien könnten sich also, wenn überhaupt, nur in dieser Linie schneiden. Zieht man aber von irgend einem Punkte der letzteren zwei Sehstrahlen, so treffen diese, wie man leicht einsieht, auf symmetrische, also nicht auf identische Quadranten der horizontalen Trennungskreise. Hieraus folgt umgekehrt, dass die Sehstrahlen der identischen Punkte der horizontalen Trennungslinien sich bei Tertiärstellungen überhaupt nicht schneiden, dass es für sie also keinen Horopter giebt.

Bisher war nur von symmetrischen Augenstellungen die Rede; auf die unsymmetrischen, bei welchen der fixirte Punkt ungleich weit von den beiden Knotenpunkten entfernt ist, kann hier nicht eingegangen

werden. Ganz allgemein ist der Horopter eine Raumkurve (p. 595), die nur in den erwähnten besonderen Fällen in Kreise, resp. grade Linien ausartet, und bei manchen Stellungen sich auf den fixirten Punkt beschränkt.

Zu erwähnen ist noch ausser dem bisher betrachteten Punkthoropter der Meridianhoropter oder die Normalfläche, deren Eigenschaften schon p. 595 angegeben sind. Dieselbe ist (v. Recklinghausen) bei konvergenten Sekundärstellungen eine auf der Visirebene im Fixationspunkte senkrechte Ebene; bei symmetrischen Tertiärstellungen ein Doppelkegel, dessen Spitze im fixirten Punkte liegt. — Aus ersterem ergiebt sich die wichtige Folgerung, dass in einer vor dem Auge befindlichen Ebene, vorausgesetzt dass sie, wie wohl meistens, in Sekundärstellung betrachtet wird, jede grade Linie einfach erscheinen muss, sobald ein Punkt derselben in's Auge gefasst wird. — Versuche haben ausserdem ergeben, dass alle in der Normalfläche liegenden Graden, und nur diese, senkrecht zur Medianebene erscheinen, auch bei Tertiärstellungen, wo ihre wirkliche Richtung eine andere ist. Betrachtet man nämlich einen Drahtstern, dessen Strahlen in einer Ebene liegen, mit Fixation seines Mittelpunkts, so erscheint er nur in Sekundärstellungen eben, verkrümmt dagegen in Tertiärstellungen, und zwar weichen die Strahlen scheinbar in entgegengesetzter Richtung als die Normalfläche von der Ebene ab; erst dann scheint der Stern in der Tertiärstellung eben, wenn man ihm künstlich die der Normalfläche entsprechende Krümmung giebt. — Andere Versuche zeigen, dass jeder leuchtende Punkt, für dessen Entfernungsschätzung die anderen Mittel (s. unten) fehlen, auf der Richtungslinie in die Normalfläche projizirt wird. Wie es scheint, ist also diese Fläche unseren Augen sehr geläufig und höchst wahrscheinlich spielt sie auch beim körperlichen Sehen (s. unten) eine grosse Rolle, indem die Lage jedes nicht in ihr liegenden Punktes nach ihr bemessen wird.

3. Die Doppelbilder.

Die Gegenstände, deren Bilder auf nicht identische (disparate) Netzhautpunkte fallen, müssen doppelt gesehen werden. Doch tritt dies nur dann stark hervor, wenn die Abweichung gross ist, und besonders wenn die Gegend der Netzhautmitte betheiligt ist, wie bei Schielenden. Hier geht die Gesichtslinie des einen Auges weit am Fixationspunkt des andern vorbei, so dass das Bild des fixirten Punkts auf sehr disparate Netzhautpunkte fällt (die zuweilen identisch werden, vgl. p. 593). Man unterscheidet gleichseitige und gekreuzte Doppelbilder, je nachdem die Gesichtslinien sich vor oder hinter dem fixirten Punkt F (Fig. 138) kreuzen. Man sieht sogleich, dass die Punkte A und B, deren Bilder auf symmetrische, also disparate Netzhauthälften fallen, in Doppelbildern erscheinen, und zwar A in gleichseitigen, B in ge-

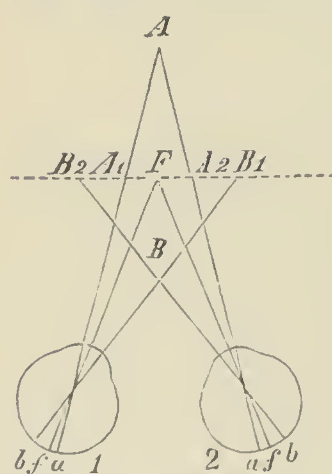


Fig. 138.

kreuzten. Der Ort der Doppelbilder wird übrigens nicht, wie früher behauptet wurde, in die Entfernung des fixirten Punktes, sondern in die wahre Entfernung verlegt (Helmholtz, Hering); vgl. jedoch p. 598.

Dass im Allgemeinen nur einfache Bilder zum Bewusstsein kommen und von Verwirrungen im Sehfelde durch Verschmelzung nicht zusammengehöriger Bilder nichts bemerkt wird, hat seinen Grund wahrscheinlich in folgenden Umständen: 1. erscheinen die direkt gesehenen und hauptsächlich beachteten Gegenstände unter allen Umständen einfach, so lange das Visirgesetz (p. 590) befolgt wird. 2. Die einfach erscheinenden Gegenstände erregen denselben Theil des Seelenorgans mit doppelter Energie. 3. Die Augen akkommodiren immer zugleich für diejenigen Gegenstände, für welche ihre Axen eingestellt sind, so dass diese schärfer erscheinen als die nicht im Horopter gelegenen. Jene Uebereinstimmung zwischen Augenbewegung und Akkommodation wird einmal durch den Willen, dann aber auch durch einen nervösen Mechanismus (Czermak) bewirkt; denn auch bei Einwärtsdrehung nur Eines Auges tritt Akkommodation für die Nähe ein (p. 550). 4. Das Bewusstsein bringt unter Umständen auch Bilder nicht identischer Punkte zur Deckung (vgl. unten bei der Stereoskopie).

4. Die Wahrnehmung der Tiefendimension und die Stereoskopie.

a. Das körperliche Sehen.

Obwohl schon mit Einem Auge die Tiefendimension vermöge der Perspektive, und der Veränderung der Projektion bei Veränderung des Standpunktes, wahrgenommen wird, ist diese Wahrnehmung beim binokulären Sehen viel sicherer und vollkommener, wie die Schwierigkeit, mit Einem Auge einen Faden durch ein Nadelöhr zu bringen, zeigt. Auch lassen geometrisch einfache projektivische Zeichnungen von Körpern stets eine doppelte Auslegung zu, indem Vorn und Hinten in der Anschauung vertauscht werden kann. Die binokuläre Tiefenwahrnehmung beruht darauf, dass auf die beiden Netzhäute zwei verschiedene perspektivische Bilder des Gegenstandes fallen. Nur kongruente Netzhautbilder jedoch können durchweg identische Punkte treffen; bei

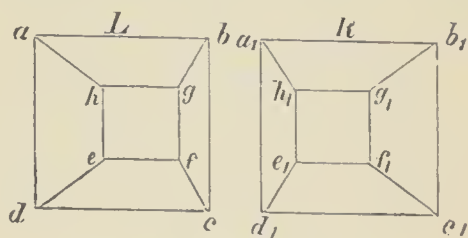


Fig. 139.

veränderlicher Augenstellung kann deshalb nur ein Theil des Körpers einfach erscheinen, das übrige erscheint eigentlich doppelt. Sind z. B. *L* und *R* (Fig. 139) die beiden perspektivischen Netzhautbilder einer vor dem Gesicht befindlichen abgestumpften Pyramide, die ihre Spitze

den Augen zukehrt, so können nur entweder allein die Bilder der Grundfläche *abcd*, $a_1b_1c_1d_1$, oder allein die der Abstumpfungsfläche *efgh*, $e_1f_1g_1h_1$, auf identische Punkte fallen; im ersteren Falle erscheint die kleine Fläche doppelt, im zweiten die grosse. Dennoch werden beide Bilder zu einem, und zwar körperlichen Gesammteindruck vereinigt. Eine einfache Erklärung hierfür wäre folgende (Brücke): Die beiden Augen sind in fortwährender Bewegung, ihre Konvergenz schwankt so hin und her, dass nach einander die Bilder aller Querschnitte der Pyramide auf identische Punkte der Netzhaut fallen. In Fig. 140 sind

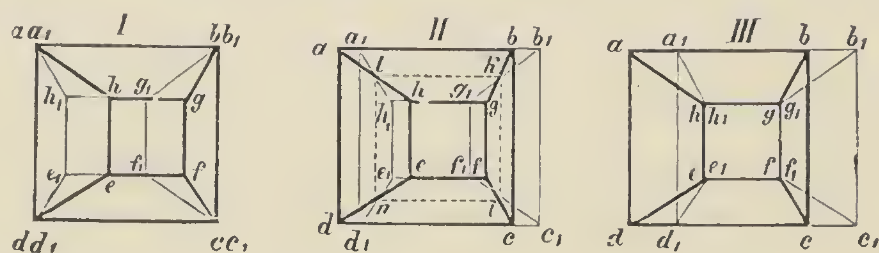


Fig. 140.

aus der hierbei entstehenden Reihe von Vereinigungseindrücken drei ausgewählt, indem die Bilder der Grundfläche, einer mittleren oder der Endfläche zusammenfallen. Da nun für den Eindruck *III* die Augen stärker konvergiren müssen als für *I*, und die Konvergenz ein Mittel zur Schätzung der Entfernung ist (s. unten), so entsteht der Eindruck, dass die Flächen *efgh*, *iklmn* und *abcd* hinter einander liegen, also der Eindruck des Körperlichen.

Gegen diese Erklärung spricht aber die Erfahrung, dass die verschwindend kurze Beleuchtung durch den elektrischen Funken genügt, um zwei einfache stereoskopische Zeichnungen zu einem körperlichen Eindruck zu verschmelzen (Dove); in diesem Moment können keine Augenbewegungen stattgefunden haben. Auch Nachbilder solcher Zeichnungen können noch stereoskopisch verkörpert werden (Engelmann).

Diese Versuche zwingen, die Identität der Netzhautpunkte so aufzufassen, wie p. 592f. geschehen, nämlich als nur annähernd und als erworben. Identische Punkte sind also diejenigen, deren Bilder wir, durch Erfahrung belehrt, gewöhnlich verschmelzen. Wenn es aber zur Hervorbringung eines vernünftigen Eindrucks nothwendig scheint, so verschmelzen wir auch die Bilder zweier nicht genau identischen Punkte, die wir unter gewöhnlichen Umständen als Doppelbilder wahrnehmen würden; es lässt sich leicht zeigen, dass gleichzeitig Bilder, welche auf identische Punkte fallen, nicht vereinigt werden, ohne freilich als Doppelbilder deutlich wahrgenommen zu werden. Muss aber

die Seele Bilder vereinigen, die nicht auf Deckpunkte fallen, so wird dies mit der Vorstellung verbunden sein, dass die entsprechenden Objektpunkte in dem Orte liegen, für welchen die Augen eingestellt werden müssten, damit die Bilder auf Deckpunkte fallen.

Uebrigens wird die Brücke'sche Erklärung der stereoskopischen Vereinigung durch die Momentanbeleuchtungsversuche nicht gänzlich zurückgewiesen, denn für komplizirte Gegenstände ist ein solches „Herumführen des Blickes" um dieselben jedenfalls sehr nützlich; auch genügt hier die Momentanbeleuchtung zum Erkennen des Körperlichen nicht.

b. Das Stereoskop.

Künstlich lässt sich das körperliche Sehen nachahmen, wenn man jedem Auge eine von seinem Standpunkte aus entworfene Zeichnung eines Körpers darbietet, nach Art der Fig. 139. Die Augen bringen auch hier successive oder momentan die verschiedenen Theile der Zeichnung zur Deckung und so entsteht der Eindruck des Körpers. Hierauf beruht die Wirkung der Stereoskope. Ohne weiteren Apparat lassen sich die nebeneinander liegenden Bilder R und L zur Deckung bringen, wenn man jede der beiden Augenaxen auf das entsprechende Bild richtet (Fig. 141). Da indess nur Wenige ihre Augen hinlänglich in ihrer Gewalt haben, um zwei verschiedene Punkte einer Fläche zu

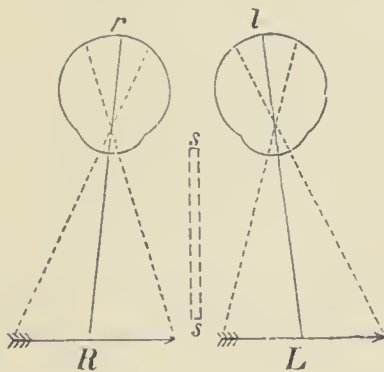


Fig. 141.

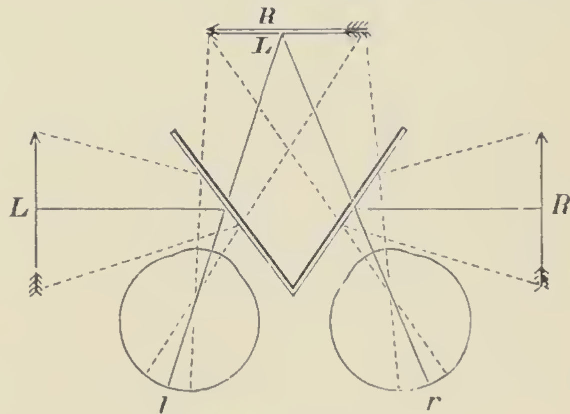


Fig. 142.

fixiren, anstatt wie gewöhnlich die Axen in der betrachteten Fläche sich schneiden zu lassen (eine Erleichterung für Ungeübte bietet eine zur Ebene der Bilder vertikale Scheidewand ss, Fig. 141), so sind Vorrichtungen angegeben, um diese Anstrengung zu ersparen, und auch bei gewöhnlicher Augenstellung die Bilder auf identische Punkte zu werfen. Die beiden bekanntesten Stereoskope sind das Wheat-

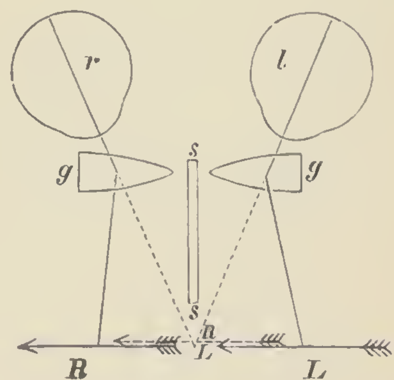


Fig. 143.

STONE'sche (Fig. 142) und das BREWSTER'sche (Fig. 143), beide aus den Figuren einleuchtend. Bei ersterem werden durch zwei konvergente Spiegel, bei letzterem durch zwei prismatische Gläser (Linsenhälften) *gg*, beide Bilder auf Einen Ort verlegt, auf den die Augenaxen gerichtet sind (in Fig. 143 sollte dieser Ort, wegen der Loupenwirkung, mehr nach unten liegen).

Bringt man zwei völlig gleiche Bilder in das Stereoskop, so erscheinen sie natürlich ganz wie ein einfaches. Sind sie aber in einer Kleinigkeit verschieden, die sich nur auf die Stellung gewisser Theile beschränkt, so müssen nach dem oben Erörterten diese Theile ausserhalb der Fläche erscheinen, vor oder hinter derselben. Daher kann man das Stereoskop benutzen, um zwei gleiche, aber in kleinen versteckten Punkten verschiedene Bilder von einander zu unterscheiden, z. B. eine ächte und eine nachgemachte Kassenanweisung, zwei (immer etwas verschiedene) Abgüsse derselben Form u. dgl. (DOVE).

Verwechselt man die beiden stereoskopischen Bilder eines Körpers, z. B. die beiden Bilder der Fig. 139, so dass das für das rechte Auge bestimmte vor das linke gebracht wird und umgekehrt, so erscheint der Körper hohl und von innen gesehen, die kleine Fläche *efgh* also hinter der grossen. In der That unterscheiden sich bei einer hohlen und von innen betrachteten Pyramide die von beiden Augen gewonnenen perspektivischen Ansichten nur insofern von denen, welche von der massiven und von aussen betrachteten Pyramide herrühren, dass im ersten Falle das rechte Auge dieselbe Ansicht gewinnt, wie im zweiten das linke. Beim Betrachten eines Gegenstandes von aussen sieht das rechte Auge mehr von der rechten Seite als von der linken; die Fläche $b_1c_1f_1g_1$ (Fig. 139) ist daher grösser als $a_1d_1e_1h_1$; beim Hineinsehen in einen hohlen Körper umgekehrt: das rechte Auge würde dann die Ansicht *L* gewinnen, wo *bcfg* kleiner ist als *adeh*. Ein solcher durch Verwechseln zweier stereoskopischer Bilder entstandener täuschender Eindruck heisst ein pseudoskopischer. Das Pseudoskop von WHEATSTONE (Fig. 144) ist ein Apparat, durch welchen die beiden einen Körper betrachtenden Augen einen pseudoskopischen Eindruck erhalten; jedes Auge erhält nämlich durch Totalreflexion von der Hypotenusenfläche eines rechtwinkligen Prismas den ihm zugehörigen Eindruck in verkehrter Anordnung, so dass er dieselbe Gestalt annimmt, wie sonst der dem anderen Auge zugehörige. Dadurch erscheint der Körper hohl und von innen ge-

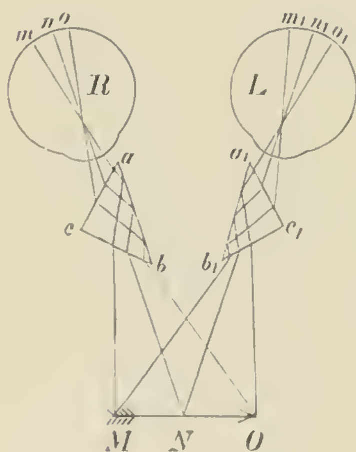


Fig. 144.

sehen, während er seine Aussenfläche den Augen zuwendet, und umgekehrt; begreiflicherweise ist der Apparat nur bei symmetrisch geformten Körpern anwendbar. Das katoptrische Pseudoskop von R. Ewald (Fig. 145) vertauscht gleichsam den Standpunkt beider Augen durch doppelte Reflexion an den Spiegeln $s\,s'$ und $t\,t'$; u ist eine undurchsichtige Scheidewand.

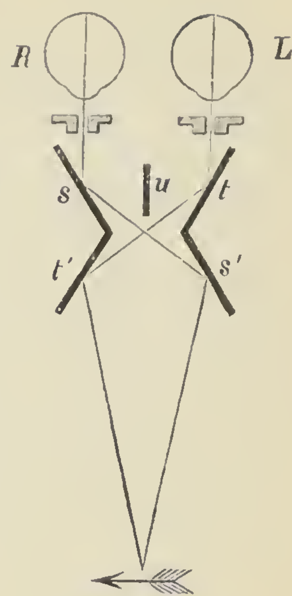


Fig. 145.

Sehr ferne Gegenstände, z. B. die am Horizont liegenden Landschaftstheile, erscheinen gewöhnlich flächenhaft ausgebreitet, wie auf einem Gemälde, weil die beiden Augen einander zu nahe stehen, um wesentlich verschiedene Ansichten der fernen Körper zu gewinnen. Zur künstlichen Vergrösserung des Abstandes beider Augenstandpunkte dient das Telestereoskop (Helmholtz), ein Wheatstone'sches Stereoskop, dessen beide Bilder L und R (Fig. 142) durch zwei den inneren Spiegeln parallele, gegen den Horizont gewendete Spiegel ersetzt sind; die beiden Augen gewinnen hier Ansichten, als wenn sie den Ort der äusseren Spiegel einnehmen, und der Horizont erscheint daher verkörpert. Der Apparat kann natürlich auch mit den Linsen eines terrestrischen Fernrohrs beiderseits versehen werden und mit Prismen statt der Spiegel. Auch im Relieffernrohr von Zeiss sind die Spiegel durch Prismen ersetzt, und mit zwei astronomischen Fernröhren verbunden, welche, indem die Prismen zugleich die Porro'sche Kombination bilden (p. 579), aufrechte Bilder liefern.

e. Der stereoskopische Glanz.

Giebt man den beiden stereoskopischen Bildern eines Körpers verschiedene Helligkeit oder verschiedene Farbe, oder bringt man vor beide Augen verschieden helle oder verschieden gefärbte Flächen, so erscheint der Körper, resp. die Fläche glänzend. — Die wahrscheinlichste Erklärung hierfür ist folgende: Eine mit Einem Auge betrachtete Fläche scheint glänzend, wenn sie das Licht sehr regelmässig reflektirt; jede vollkommen ebene oder vollkommen regelmässig gekrümmte Fläche zeigt daher Glanz. Wird dieselbe Fläche mit beiden Augen betrachtet, so erscheint sie beiden mit verschieden starkem Glanz und in verschiedener Helligkeit, weil beide Augen unter verschiedenen Winkeln reflektirtes Licht empfangen. Erhalten nun umgekehrt beide Augen zwei an sich matte, aber verschieden helle Eindrücke, so schliesst das Bewusstsein auf eine regelmässig reflektirende, also beide Augen verschieden beleuchtende, mithin glänzende Fläche (Helmholtz). Die beiden stereoskopischen Bilder einer glatten Kugel, welche den Lichtreflex an verschiedenen Stellen zeigen, geben aus demselben Grunde den Eindruck einer glänzenden Kugel.

Nicht so leicht ist die Erklärung des Farbenglanzes; eine ziemlich komplizirte ist folgende: Ausser durch einfache regelmässige Reflexion können noch gewisse Arten von Glanz entstehen durch Reflexion von mehreren dicht hintereinander befindlichen Flächen, auch wenn diese an sich matt sind. So beruht z. B. der Metallglanz darauf, dass das ein wenig durchsichtige Metall nicht blos von seiner Oberfläche, sondern auch aus tieferen Schichten Licht reflektirt (Brücke). Da nun für zwei verschiedene Farben von gleicher Entfernung eine etwas verschiedene akkommodative Einstellung nothwendig ist (p. 558), so erscheint (s. unten) die eine Farbe etwas hinter der andern liegend, und so entsteht der Glanz (Dove). Da glänzende Flächen bei dem beständigen Wechsel der Augenstellungen immer andere Reflexe zeigen, so könnte auch ein fortwährend wechselnder Lichteindruck den Eindruck des Glanzes geben, und der Farbenglanz also sich aus dem Wettstreit der Sehfelder erklären (p. 592). Indess zeigt sich der binokuläre Glanz auch bei Momentanbeleuchtung (Helmholtz).

VI. Das Augenmaass.

1. Die Schätzung der Entfernung und der Grösse.

Das uniokulär gesehene Objekt kann in jeder beliebigen Entfernung und in entsprechender Grösse erscheinen, da die Grösse des Netzhautbildes oder Sehwinkels nur über das Verhältniss zwischen Entfernung und Grösse, nicht aber über deren absolute Werthe Aufschluss giebt. Wir schätzen gewöhnlich die Entfernung bekannter Objekte nach deren scheinbarer Grösse, und auch auf die Grösse unbekannter Objekte ziehen wir Schlüsse, wenn uns die Entfernung bekannt ist, oder wir für sie andere Anhaltspunkte haben. Indirekte Entfernungsschätzungen finden ferner statt aus den relativen Verschiebungen der Gegenstände bei Bewegung des Kopfes, ferner aus der in der Entfernung abnehmenden Lichtstärke.

Direkte und nicht mit Ueberlegung verbundene Schätzung der Entfernung unbekannter Objekte kann mittels des Bewusstseins der Akkommodationsanstrengung stattfinden, jedoch nur für ziemlich nahe Objekte, da schon bei mässiger Entfernung die Akkommodationseinstellungen kaum noch variiren. So erscheint ein Nachbild im Dunkeln, wo dasselbe nicht auf eine Fläche projizirt wird (im letzteren Falle ändert es seine scheinbare Grösse mit der Distanz der Projektionsfläche), um so näher und kleiner, je stärker akkommodirt wird; ferner erscheinen in einer roth und blau gemusterten Fläche die rothen Felder etwas näher (Brücke, vgl. p. 558); endlich erscheinen nach Atropineinträufelung die Objekte kleiner (Mikropsie, Donders, Förster), weil grössere Anstrengung des Akkommodationsapparates nöthig ist; merkwürdigerweise aber zugleich entfernter, und nicht näher, weil das

Bewusstsein der wirklichen Grösse nun wieder logisch grössere Entfernung verlangt (Aubert).

Beim binokulären Sehen kommt noch das Bewusstsein des Konvergenzgrades der Gesichtslinien als wesentliches Hilfsmittel hinzu (vgl. p. 600), wie namentlich das sog. Tapetenphänomen (H. Meyer) beweist: Blickt man auf ein regelmässig gemustertes Feld (Tapete, Stuhlgeflecht), lässt aber die Gesichtslinien vor oder hinter demselben sich schneiden, so entstehen Doppelbilder, welche aber wegen Deckung gleichartiger Theile wie ein einfaches Bild erscheinen. Letzteres aber hat seine scheinbare Lage in der Entfernung des Fixationspunktes, und das Muster erscheint daher zu nah und zu klein, resp. zu entfernt und zu gross.

2. Die Schätzung der Dimensionen und Winkel in der Ebene.

Die Schätzung von Längen geschieht im Allgemeinen durch Vergleichung mit bekannten, und um so sicherer, je unmittelbarer die Vergleichung stattfinden kann. Zwei nach einander betrachtete Längen müssen, um als verschieden erkannt zu werden, einen ihrer absoluten Länge etwa proportionalen Unterschied haben, also entsprechend dem p. 478 erwähnten Gesetze für Intensitätsdifferenzen; die Unterschiedsempfindlichkeit beträgt etwa 1 pCt. (E. H. Weber). Ganz anders ist es natürlich, wenn die zu vergleichenden Linien unmittelbar und parallel neben einander liegen, wobei zur Wahrnehmung des Unterschiedes gar keine Längenschätzung nöthig ist. Distanzen, in welchen sich keine Objekte befinden, erscheinen kürzer als gleiche Distanzen, die mit Objekten erfüllt sind, z. B. erscheint in Fig. 146 die Distanz *a b* grösser als *b c*, obwohl beide genau gleich gross sind; ebenso erscheinen die



Fig. 146.



Fig. 147.

Quadrate der Fig. 147 in der zu den Linien senkrechten Richtung aus gleichem Grunde verlängert, d. h. das erste höher als breit, das zweite breiter als hoch (Helmholtz). Der Grund dieser Erscheinung kann nur in psychologischen Motiven gesucht werden. Sie bewirkt vielleicht auch, dass uns das Himmelsgewölbe nicht halbkugelig, sondern uhrglasförmig erscheint, womit zusammenhängt, dass Sonne und Mond nahe dem Horizont grösser erscheinen als im Zenith.

Manche leiten die Erscheinung, dass leere Strecken kürzer erscheinen, als mit Objekten erfüllte (Fig. 146) davon her, dass die Entfernung nach der Anstrengung der Blickführung bemessen wird; es ist aber leichter den Blick über eine leere Strecke hinwegzuführen. Da wir an horizontale Blickführung mehr gewöhnt sind, als an vertikale, erscheinen vertikale Linien etwas länger als gleich lange horizontale; auch dies kann zu der in Fig. 147 dargestellten Täuschung beitragen. Aus analogen Umständen wird erklärt, dass bei dem Versuch, eine horizontale Linie zu halbiren, die innere Hälfte zu gross ausfällt, und bei der Halbirung einer vertikalen die untere Hälfte; Einwärtsdrehung und Abwärtsdrehung des Blickes koste weniger Anstrengung als die entgegengesetzten Bewegungen, weil die betreffenden Muskeln kräftiger sind.

Eine sehr auffallende und noch nicht erklärte Erscheinung ist die, dass im Allgemeinen stumpfe Winkel zu klein und spitze zu gross erscheinen (Hering). Lässt man eine sehr dicke grade Linie durch eine feine Linie schief kreuzen, so erscheinen die beiden Stücke der letzteren nicht als gegenseitige Fortsetzung, sondern parallel gegen einander verschoben, durch die scheinbare Vergrösserung der spitzen Winkel. Wird eine Linie durch sehr viele parallele Linien schief gekreuzt, so erscheint sie selber in angegebener Richtung verlagert. Hierauf beruht u. A. die höchst auffallende in Fig. 148 dargestellte Täuschung (nach Zöllner und Hering); die sehr stark konvergent erscheinenden schrägen Linien sind in Wirklichkeit genau parallel.

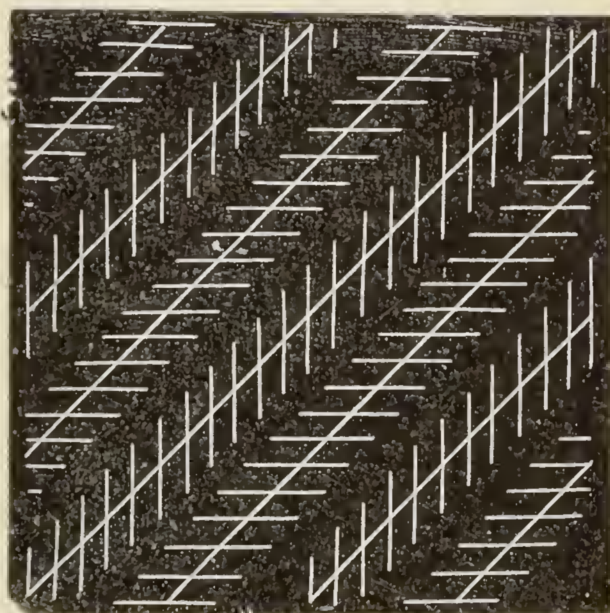


Fig. 148.

Auf dasselbe Prinzip führen Brentano u. A. die in Fig. 149 dargestellte Täuschung zurück. Die Linie *ab* erscheint beträchtlich länger als *cd*, obwohl beide gleich lang sind. Andere nehmen an, dass überhaupt Objekte, welche sich an eine Linie als Fortsetzung anschliessen, dieselbe länger erscheinen lassen.

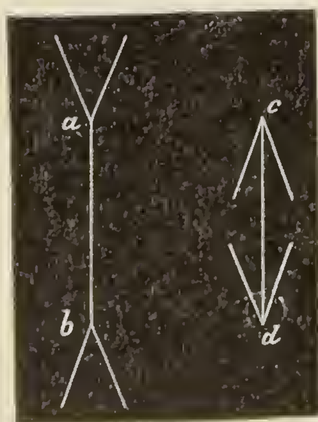


Fig. 149.

Hier mag auch noch erwähnt werden, dass im indirekten Sehen grade Linien häufig gekrümmt, und krumme Linien unter Umständen grade erscheinen. Vergrössert man die Zeichnung Fig. 129 (p. 587), etwa auf das 15fache, und fixirt den Mittelpunkt aus der in gleichem Maasstabe vergrösserten Entfernung *AB*, so erscheinen die hyperbolischen Kurven als

grade Linien; die Erklärung, auf welche jedoch hier nicht eingegangen werden kann, basirt auf dem Listing'schen Gesetze (Helmholtz).

Sehr gross ist die Zahl der theils auf diesen Verhältnissen, theils auf der Beeinflussung des Urtheils durch Kontrast (p. 571 f.) beruhenden optischen Täuschungen; andere Täuschungen treten auf durch die Nachwirkungen gesehener Bewegungen u. dgl.

Von zahlreichen Erscheinungen dieser Art sei hier nur diejenige der „flatternden Herzen" erwähnt. Bringt man auf einer rothen Karte eine blaue Figur an, oder umgekehrt, und bewegt man das Blatt hin und her, so scheint sich die Figur auf dem Grunde zu bewegen und aus der Ebene herauszuspringen. Die Erklärungen gehen zum Theil davon aus (Helmholtz), dass verschiedene Farben verschieden rasch auf die Netzhaut einwirken, also scheinbar verschieden schnell sich verschieben. Andere versuchte Erklärungen beruhen auf der Chromasie des Auges (vgl. p. 558), auf den Nachbildern etc.

VII. Die Ernährung und der Schutz des Auges.

1. Der Blutlauf im Augapfel.

Die beiden gefässreichen Häute des Augapfels, Netzhaut und Gefässhaut, empfangen ihr Blut aus getrennten Arterien: die erstere aus der mit dem Sehnerven eintretenden Arteria centralis retinae, die letztere hauptsächlich aus den Arteriae ciliares posticae (4—6 breves, welche mit etwa 20 Zweigen in den Augapfel eintreten, und 2 longae). Zwischen beiden Arteriensystemen besteht eine aus zahlreichen Anastomosen gebildete Kommunikation um die Eintrittsstelle des Sehnerven herum, welche jedoch zur Ernährung der Netzhaut bei Verschluss der Art. centralis nicht ausreicht. Das Venenblut der Netzhaut fliesst durch die Vena centralis ab; die Gefässhaut, welche ihr arterielles Blut von vorn (Art. cil. ant., und post. long.) und von hinten (Art. cil. post. brev.) erhält, giebt das Venenblut hauptsächlich in der Aequatorgegend durch die Venae vorticosae ab, zu einem kleinen Theile auch vorn, durch die Venae cil. ant. Die gröberen Netzhautgefässe liegen in der Faserschicht, die feinen reichen bis an die äussere Körnerschicht heran; die Stäbchen- und Zapfenschicht ist gefässlos. Der Fläche nach sind die Netzhautgefässe sehr ungleich vertheilt; die Stämme verlaufen von der Sehnervenpapille aus hauptsächlich nach oben und unten, und verzweigen sich dann seitlich; in der Höhe der Papille und der Macula lutea herrscht Armuth an Gefässen, und die Fovea centralis ist wenigstens in ihrer Tiefe vollständig gefässlos. Die äusseren Netzhautschichten werden ohne Zweifel zum Theil von der Aderhaut mit ernährt, deren Kapillarnetz in der Gegend der Netzhautmitte am feinsten und dichtesten ist. Die Netz-

haut empfängt konstriktorische und diatirende Fasern vom Sympathicus (Morat & Doyon).

Der intraokulare Druck (s. unten) verhindert, wie der Augenspiegel nachweist, die gewöhnlichen Pulsschwankungen in den Augengefässen; bei erhöhtem Augendruck tritt ein intermittirendes Strömen ein, welches nach dem p. 85 Gesagten leicht verständlich ist. Die Venen pulsiren meist schon normal, und zwar verengen sie sich systolisch; die Ursache wird in pulsatorischen Veränderungen des intraokularen Drucks gesucht. Die Respiration hat nur bei grosser Energie Einfluss auf die Venen des Auges und zwar im gewöhnlichen Sinne.

Unterdrückung des Blutkreislaufs in der Netzhaut bewirkt Funktionsunfähigkeit und Atrophie.

2. Die Chemie und Absonderung der Augenflüssigkeiten und der intraokulare Druck.

Der Humor aqueus und der Glaskörper sind schon p. 183f. als schwach eiweisshaltige Transsudate angeführt; sie reagiren neutral oder schwach alkalisch. Der Albumingehalt beider Flüssigkeiten wird zu 0,08—0,14 pCt. angegeben, der Glaskörper enthält auch Mucin, beide Spuren von Zucker. Ueber Erneuerung resp. Ersatz des Glaskörpers ist nichts Sicheres bekannt. Dagegen erneuert sich der Humor aqueus sehr schnell, wenn er durch eine Hornhautwunde zum Abfluss gebracht ist. Die Ersatzflüssigkeit ist eiweissreicher als die normale. Da Substanzen, welche irgendwo resorbirt sind, schnell in der vorderen Augenkammer auftreten, scheint auch für gewöhnlich ein beständiger Wechsel durch Resorption und kompensatorische Neubildung stattzufinden (s. auch unten). Als Absonderungsstätte werden die sehr gefässreichen Wände der hinteren Augenkammer, namentlich die Ciliarfortsätze und die Rückseite der Iris, angesehen, besonders weil die vordere Augenkammer bei vollständiger Verwachsung des Pupillarrandes mit der Linsenkapsel immer ärmer an Flüssigkeit wird (unter Vortreibung der Iris), und zur Zeit der Pupillarmembran keine solche enthält; ferner hört der Ersatz nach Exstirpation der Ciliarfortsätze auf (Deutschmann). Die Ansicht, dass die Ciliarfortsätze das sekretorische Element darstellen, bestätigt sich auch dadurch, dass nach Entleerung des Kammerwassers das Epithel der Fortsätze, welches das Sekret zurückhält, blasenförmig abgehoben wird und platzt, wodurch zugleich der höhere Eiweissgehalt der Ersatzflüssigkeit sich erklären würde (Greeff). Indess ist der Ei-

weissgehalt von der Entwicklung dieser Blasen wenig abhängig (BAUER). Die Erneuerungssekretion folgt genau der Differenz des Druckes in den Ciliargefässen und in der vorderen Kammer (NIESNAMOFF).

Der Augapfel steht unter einer bedeutenden, anscheinend sehr konstanten Spannung, welche als intraokularer Druck bezeichnet wird und durch vorsichtig in die vordere Kammer eingeführte, mit einem Manometer verbundene Stichkanülen messbar ist (LUDWIG & WEBER u. A.); bei Thieren beträgt der Druck 20—30 mm Hg (ADAMÜK, v. HIPPEL & GRÜNHAGEN), beim Menschen wird er, auf Grund von Messungen der Druckresistenz des Augapfels mit sog. Tonometern, auf 20—50 mm Hg geschätzt. Er steigt und sinkt im Allgemeinen mit dem Blutdruck, und wird daher durch die früher angegebenen Einflüsse, welche den arteriellen Druck allgemein oder am Kopfe steigern, sowie durch venöse Stauung (Unterbindung der Venae vorticosae) gesteigert. Druck auf den Bulbus, durch die Augenmuskeln oder mit den Fingern, steigert den Innendruck. Die inneren Muskeln sind ohne nachweisbare Wirkung, die Herabsetzung durch Atropin wird daher auf Gefässveränderungen zurückgeführt, auf Verengerung (ADAMÜK) oder Erweiterung (WEGNER). Reizung des Halssympathicus steigert den Druck und setzt ihn dann herab (ADAMÜK); die Steigerung wird auf Kontraktion der glatten Orbitalmuskeln zurückgeführt (v. HIPPEL & GRÜNHAGEN). Viele andere Angaben über Beeinflussungen des intraokularen Drucks sind zu streitig, um hier erwähnt zu werden.

Das todte Auge kollabirt auch in feuchter Luft, offenbar weil der intraokulare Druck Flüssigkeit auspresst, welche aber nicht, wie im Leben, ersetzt wird. Dieser Ersatz ist ganz vom Drucke selbst abhängig (ADAMÜK), beruht also wahrscheinlich nur auf Filtration aus den Gefässen der Ciliarfortsätze (s. oben). Der Eintritt in die vordere Augenkammer erfolgt lediglich durch die Pupille (LEBER). Auch der Abfluss des Kammerwassers beruht vermuthlich auf Filtration, und zwar aus den mit der vorderen Kammer kommunizirenden FONTANA'schen Räumen in den Circulus venosus, resp. (bei Thieren) die Plexus venosi, des SCHLEMM'schen Kanals. Ein Lymphabfluss aus der vorderen Kammer findet nicht Statt (SCHWALBE, LEBER), sonst könnte auch der Druck in derselben nicht so hoch sein. Die sonst sehr quellbare und sich leicht trübende Hornhaut lässt, so lange ihr Endothel erhalten ist, keine Flüssigkeit in ihre Substanz oder nach aussen treten, wodurch ihre Form und Durchsichtigkeit erhalten bleibt.

Dagegen lässt die Hornhaut von aussen leicht Substanzen, z. B. Atropin, in das Kammerwasser eintreten, aber ebenfalls leichter, wenn das vordere Epithel entfernt ist. Diese Substanzen werden so schnell resorbirt, dass ihre Menge im Kammerwasser stets äusserst gering bleibt (LEBER & KRÜKOW).

Ob das Produkt der Ciliarfortsätze auch am Irisrande in die vordere Kammer eindringen kann, ist streitig. Nach Injektion von Farbstoffen (Fluorescein) sieht man die erste Färbung als einen bei jeder Stellung vertikalen Meridianstreifen längs der Konkavität der Hornhaut (Ehrlich, Ulrich), was noch nicht ganz aufgeklärt ist.

3. Die Augenlider.

Das in der knöchernen Augenhöhle fast allseitig geschützte Auge kann auch nach vorn durch den Schluss der Augenlider vollkommen abgesperrt werden. Derselbe geschieht durch die Kontraktion des M. orbicularis palpebrarum (abhängig vom Facialis), beim oberen Augenlid auch durch die Schwere. Die Oeffnung geschieht beim unteren durch die Schwere, beim oberen durch den Levator palpebrae superioris (abhängig vom Oculomotorius), ausserdem bei beiden durch glatte, vom Sympathicus abhängige Retraktoren (s. unten). Schluss und Oeffnung wechseln häufig ab (Lidschlag, Blinzeln). Der Schluss erfolgt willkürlich, ferner unwillkürlich und automatisch im Schlafe, und reflektorisch auf Berührung des Augapfels oder der als Tasthaare dienenden Augenwimpern, oder auf Reizung des Opticus durch intensives Licht. Der Lichtreflex erstreckt sich beim Menschen und bei Thieren mit gemeinsamem Gesichtsfeld (p. 591) auf beide, bei den anderen nur auf die gereizte Seite (Langendorff). Das Centrum des Lidreflexes liegt im oberen Theile des Kopfmarks (Nickell). Die Verengerung der Lidspalte und die Beschattung derselben durch die Augenwimpern unterstützt bei intensivem Licht die schützende Wirkung der Pupillenverengerung.

Die glatten Retraktoren (Musc. palpebralis sup. und inf., H. Müller) liegen an der Rückseite der Augenlider dicht an der Konjunktiva, senkrecht zur Lidspalte. Ein anderer glatter Muskel überbrückt die Fissura orbitalis inferior, und verengt durch seine Kontraktion etwas den Raum der Orbita, so dass der Bulbus etwas hervortritt. Diese Muskeln sind tonisch kontrahirt. Bei Durchschneidung des Sympathicus am Halse wird die Lidspalte enger und der Augapfel sinkt etwas zurück (H. Müller).

Beim Kaninchen soll umgekehrt Sympathicusreizung ein Zurücksinken des Bulbus bewirken, was von der Kontraktion der Orbitalgefässe abgeleitet wird (Heese); in der That macht Unterbindung der Jugularvenen Exophthalmus durch Ueberfüllung der retrobulbären Venen (Stilling).

Die Augenlider fehlen im Allgemeinen den Wasserthieren. Die meisten Landthiere besitzen noch ein drittes, bei Vögeln und Fröschen durchsichtiges Augenlid, die Nickhaut; dasselbe ist jedoch kein Hautgebilde, sondern eine vom inneren Augenwinkel ausgehende Duplikatur der Konjunktiva, welche beim Menschen und bei den Affen nur rudimentär als Plica semilunaris vorhanden ist; bei Säugethieren

besitzt sie einen Knorpel. Die Vorschiebung geschieht bei Vögeln und Reptilien durch besondere, vom Bulbus ausgehende, vom Abducens innervirte Muskeln, bei Säugethieren und Fröschen durch Zurückziehung des Bulbus mittels des Retractor (p. 590).

4. Der Thränenapparat.

Die vordere Augenfläche wird beständig von der Thränenflüssigkeit (p. 181) bespült, und dadurch rein erhalten und vor Eintrocknung geschützt. Die Thränen gelangen durch die feinen Ausführungsgänge der Drüse in den oberen äusseren Theil des Konjunktivalsackes, welcher nur ein kapillares Lumen hat, und in welchem sich daher die Thränen durch Kapillarität bis zum inneren Augenwinkel verbreiten. Diese Bewegung wird durch den Lidschlag unterstützt, da beim Schlusse der Lider zugleich ein Fortrücken derselben gegen den inneren Winkel, den Ansatzpunkt des Orbicularis palpebrarum, stattfindet. Das Ueberfliessen der Thränen über den freien Rand der Lider wird, wenn die Sekretion nicht übermässig stark ist wie beim Weinen, durch das fettige Sekret der Meibom'schen Drüsen (p. 177) verhindert. Im inneren Augenwinkel sammeln sich die Thränen in dem sog. Thränensee, in welchen die beiden kapillaren, steifen Thränenröhrchen mit ihren Mündungen, den Thränenpunkten, eintauchen. Der Thränensack, in welchen die Thränenröhrchen führen, und dessen Fortsetzung, der Thränenkanal, gegen den unteren Nasengang durch eine nach unten sich öffnende Klappe verschlossen ist, erweitert sich beim Schliessen der Augenlider, weil seine hintere Wand mit dem Knochen, seine vordere aber mit dem Lig. palpebrale internum verwachsen ist, welches sich beim Lidschluss anspannt; ausserdem setzt sich ein Theil der Fasern des Orbicularis palpebrarum direkt an die vordere Wand des Thränensackes an. Hierdurch saugt letzterer die Thränen aus dem Thränensee ein, und diese gelangen in die Nasenhöhle; dasselbe bewirkt die Kontraktion des sog. Horner'schen Muskels, welcher ebenfalls den Thränensack erweitert.

Der Lidschluss könnte auch bei vollkommenem Schluss der Lidspalte die Thränen in den Sack hineinpressen. Dies wird in der That von Einigen (Ross, Stellwag v. Carion, Denissenko) behauptet. Die Experimente mit gefärbten Flüssigkeiten, welche zur Entscheidung der Frage angestellt wurden, haben nicht übereinstimmende Resultate gegeben (Stellwag, Arlt).

Die Augenbrauen und die Lidwimpern sind Tasthaare, welche Gegenstände vor Berührung des Lides oder Augapfels zur Wahrnehmung bringen.

Anhang zum 12. Kapitel.

Gegenseitige Einflüsse der Sinnesorgane.

Bei manchen Personen ist das Hören und selbst die Vorstellung der Vokale, sowie gewisser Klänge, mit Farbenempfindungen verbunden (Photismen) und umgekehrt kommen auch akustische Empfindungen mit Gesichtseindrücken verbunden vor (Phonismen) (Nussbaumer, Bleuler & Lehmann, u. A.). Ferner wird angegeben, dass die Wahrnehmungen eines Sinnes durch gleichzeitige beliebige andere Sinneseindrücke verstärkt werden können (Urbantschitsch). Es soll hier auf diese Erfahrungen, von denen weder die physiologische Bedeutung noch eine Erklärung bekannt ist, nur kurz aufmerksam gemacht werden, ohne auf Details einzugehen.

Vierter Abschnitt.

Die Fortpflanzung und die zeitlichen Veränderungen des Organismus.

Dreizehntes Kapitel.

Die Zeugung.

Geschichtliches. Die ältere Geschichte der Zeugungslehre hat selbst be den bedeutendsten Schriftstellern und Denkern nur von unbegründeten und halb mystischen Theorien zu berichten; eine festere Gestalt nimmt sie erst an mit der Bekämpfung der Urzeugungslehre und mit der Entdeckung der morphologischen Zeugungselemente. Die Urzeugung bestritten schon Harvey 1651, und namentlich Redi 1668; Malpighi und Swammerdam klärten zahlreiche Fälle vermeintlicher Urzeugung auf hohen Organisationsstufen durch Aufdeckung des wahren Sachverhaltes auf. 1765 folgte eine weitere Einschränkung der Urzeugung, indem Spallanzani die Wirksamkeit vertrockneter, aber noch lebensfähiger Keime nachwies. Für die niedersten Organismen sind erst in unserm Jahrhundert besonders durch Ehrenberg und Pasteur die letzten scheinbaren Fälle von Urzeugung beseitigt worden.

Das Ei der Säugethiere wurde wegen seiner Kleinheit erst sehr spät entdeckt. Stenson bezeichnete 1664 das von Galen testis muliebris genannte Organ als Eierstock; Regner de Graaf entdeckte 1672 die Follikel desselben, welche er für die Eier hielt, und fand beim Kaninchen auch entleerte Eier im Eileiter und Uterus, so dass er, wegen deren Kleinheit, im Follikel ausser dem Ei noch eine andere, den gelben Körper bildende Substanz annahm. Erst 1827 entdeckte v. Baer das Ei im Follikel, welchen er zugleich als das Analogon des Vogeleies erklärte. Das Keimbläschen fand Purkinje 1825 im Vogelei, Coste 1834 im Säugethierei, den Keimfleck R. Wagner 1834.

Die Samenkörperchen entdeckte bei Leuwenhoeck 1678 ein holländischer Student Ham (nach Anderen ein Stettiner, v. Hammen); Leuwenhoeck untersuchte sie genau und fand sie allgemein bei zeugungsfähigen Männchen. Die Theorie, dass sie Thiere seien, wurde erst 1841 durch Kölliker, welcher ihre Entwicklung in den Hodenzellen nachwies, definitiv widerlegt.

Für das Verständniss der Zeugung waren Jacobi's (1764) und namentlich Spallanzani's (1786) Versuche über künstliche Befruchtung von entscheidender Bedeutung; sie erwiesen die Samenkörperchen als das befruchtende Element und beseitigten zugleich die Irrlehre von der befruchtenden Kraft des Samendunstes (Aura seminis). Den eigentlichen Befruchtungsakt erkannte zuerst Barry 1853 in dem Eindringen der Samenkörperchen in das Ei, eine Lehre, welche namentlich durch Meissner, Bischoff, Newport und durch Keber's Entdeckung der Mikropyle (1854) befestigt wurde. Die Vorgänge vor und nach dem Eindringen sind erst in neuester Zeit durch Fol, Auerbach, Strassburger, O. Hertwig u. A. Gegenstand wichtiger Entdeckungen geworden. Für die Zeugungslehre waren auch die zahlreichen Studien über ungeschlechtliche Zeugung niederer Thiere, und namentlich über die Parthenogenesis der Bienen (Dzierzon und v. Siebold 1856, Leuckart 1858) von fundamentaler Bedeutung.

Die spezielle Physiologie der Zeugungsorgane datirt hauptsächlich von der Entdeckung der Eilösung bei der Menstruation durch Bischoff 1844, sowie von den Studien über den Erektionsvorgang, besonders durch J. Müller (1838), Kölliker (1851), Rouget (1858), Langer (1863) und Eckhard (1863—1876).

Vgl. auch die geschichtlichen Bemerkungen zum folgenden Kapitel.

1. Die Fortpflanzung im Allgemeinen und die Fruchtbarkeit.

Man nahm früher an, dass Thiere, selbst so hoch organisirte wie Insekten, aus ungeformtem Material sich entwickeln können, und nannte dies Urzeugung (Generatio spontanea). Fast alle Stützen dieser Ansicht sind hinweggeräumt; fast überall ist es gelungen, die früher übersehenen Eier oder sonstigen Keime, aus denen die Brut hervorgegangen war, nachzuweisen. Auch die Entstehung von Eingeweidewürmern in geschlossenen Körperhöhlen (Gehirn, Auge) wurde verständlich, als man erkannte, dass Embryonen in diese Organe einwandern können. Dass Aufgüsse organischer Substanzen sich mit niederen Organismen erfüllen, erwies sich ebenfalls von dem Zutritt von Keimen abhängig, welche überall die Atmosphäre erfüllen, und die bis in die neueste Zeit sich erstreckenden Behauptungen, dass auch nach Zerstörung aller Keime, und Verhinderung des Zutritts neuer, Aufgüsse sich beleben können, sind theils unbestätigt geblieben, theils lassen sie den Einwand zu, dass selbst Siedehitze nicht unfehlbar alles Organisirte zerstört (vgl. p. 260). So ist es denn zum mindesten nicht bewiesen und nicht wahrscheinlich, dass ein lebendes Wesen anders entstehen könne, als aus schon bestehenden lebenden Wesen; ja dieser Satz kann auf jeden organisirten Formbestandtheil ausgedehnt werden, da Zellbildung auf keinem anderen Wege als aus schon bestehenden Zellen beobachtet ist. Die Vermehrung der Zellen, welche als Elementar-Organismen aufzufassen sind, ist demnach die einfachste Form der Zeugung.

Der Annahme, dass alle jetzt bestehenden organisirten Formen einmal durch Urzeugung entstanden seien, steht die schon in der Einleitung berührte gegenüber, dass eine Descendenz immer komplizirterer Formen aus einfacheren, und vielleicht aus einer einzigen einfachsten Urform stattgefunden habe. Das Prinzip dieser Descendenz wird in der natürlichen Züchtung gesucht (Darwin). Der Züchter benutzt die Erblichkeit und Variabilität der Form, indem er von jeder Generation die der gewünschten Eigenschaft am nächsten stehenden Thiere (oder Pflanzen) aussondert und zur Fortpflanzung zulässt, wodurch der Schwankungsmittelpunkt (p. 7) sich mit jeder Generation mehr in der Richtung zum gewünschten Ziele verschiebt. Bei der natürlichen Züchtung tritt an die Stelle der Ziele des Züchters die grössere Zweckmässigkeit für die bestehenden Verhältnisse, wobei die unbedeutendsten Vortheile, für die Beschaffung der Nahrung, die Bekämpfung der Feinde, die Flucht oder Verbergung vor Verfolgern, die Anlockung des anderen Geschlechts zur Begattung u. dgl., zur Geltung kommen; und an die Stelle der künstlichen Absonderung tritt der Kampf um das Dasein, da die Lebensbedingungen nicht für soviel Individuen hinreichen, wie aus der ungeheuren Vermehrung hervorgehen, so dass die am meisten den Verhältnissen angepassten den Sieg davontragen.

Dass in der Urzeit Urzeugung stattgefunden habe, unter Bedingungen, welche nicht mehr existiren, wird wegen des ursprünglich feurigflüssigen Zustandes der Erde angenommen, und wenn die Möglichkeit betont wird, dass die ersten Keime durch Meteorsteine auf die Erde gelangt seien, so ist dies nur eine Verlegung jener Urzeugung in andere Lokalitäten. Wahrscheinlicher ist es, dass vererbungsfähige Formen auch unter ganz anderen Bedingungen, als die jetzt auf der Erdoberfläche vorhandenen, auf anderen Weltkörpern existiren und auf der Erde existirt haben, und dass mit der Veränderung der Bedingungen erst allmählich die jetzt vorhandene protoplasmatische Atomgruppirung und ihre Formen sich entwickelt haben.

Die erzeugten Organismen sind den erzeugenden innerhalb gewisser Schwankungsbreiten bis in die speziellsten Eigenschaften gleich, oder erreichen doch schliesslich diese Gleichheit nach gewissen gesetzmässigen Umwandlungen.

Die Bedingungen zur Fortpflanzung treten in allen Organismen erst auf einer gewissen Stufe ihrer Entwicklung ein, meist erst wenn das Grössenwachsthum vollendet ist, so dass der bis dahin zur Vergrösserung verwandte Ueberschuss der Einnahmen über die Ausgaben von da ab zur Produktion der Keimstoffe oder selbst (bei Lebendiggebärenden) zur Ernährung des sich entwickelnden Eies verwandt wird. Bei den geschlechtlich zeugenden Thieren tritt erst um diese Zeit (Zeit

der Reife, Pubertät) die vollständige Entwicklung der keimbereitenden Organe (Eierstock, Hoden) ein. Die Fortpflanzung geschieht von hier ab längere Zeit hindurch, oft bis zum Tode, meist in regelmässigen Intervallen.

Sehr verschieden in der Thierreihe ist die Zahl der von einem Individuum oder einem Paare gelieferten Nachkommenschaft — die Fruchtbarkeit. Man kann bei der quantitativen Bestimmung derselben von zwei Gesichtspunkten ausgehen. Betrachtet man die Fortpflanzung als Funktion des Mutterorganismus im Zusammenhang mit den übrigen, also als Ausgabe im Verhältniss zu den übrigen Ausgaben und den Einnahmen des Stoffwechsels, so kommt es darauf an, das Verhältniss zwischen dem Gewichte des Thieres und dem Gewichte des von ihm gelieferten Zeugungsmaterials in dem Zustande, in welchem es den Körper verlässt (also Eier bei eigebärenden, Jungen bei lebendiggebärenden, Samen bei männlichen Thieren), festzustellen. Solche Bestimmungen (Leuckart) zeigen eine enorme Verschiedenheit der Zeugungsausgabe; sie beträgt jährlich z. B. beim Menschen etwa $^1/_{14}$, beim Schwein $^1/_2$, bei der Maus fast das 3fache, beim Huhn das 5fache, bei der Bienenkönigin das 110fache des mütterlichen Körpergewichts. Betrachtet man dagegen die Zeugung in ihrer Beziehung zur Erhaltung der Thierart, so muss man statt der Gewichtsvergleichung die Zahl der wirklich entstehenden Nachkommenschaft bestimmen. Die Bestimmungen der ersten Art sind hierfür nicht zu verwenden, weil einmal dasselbe Gewicht an Zeugungsmaterial eine äusserst verschiedene Anzahl von Individuenanlagen bei verschiedenen Thierarten repräsentirt, und weil zweitens für die Befruchtung und Entwicklung eine grosse Anzahl von Umständen zusammentreffen muss, die nur verhältnissmässig selten vorhanden sind, so dass im Allgemeinen nur ein kleiner Bruchtheil des Zeugungsmaterials wirklich seine Bestimmung erfüllt. Die Anzahl der Nachkommenschaft lässt sich aber nur in den wenigsten Fällen direkt bestimmen; da man indess annehmen darf, dass das Resultat der Fortpflanzung die Erhaltung der Thierart in einer annähernd konstanten Individuenzahl ist, so folgt daraus, dass die Anzahl der Nachkommenschaft in bestimmtem Verhältnisse zur mittleren Lebensdauer der Thierart steht. Bezeichet man letztere in Jahren mit n, die konstante Individuenzahl mit a, so werden innerhalb eines Jahres a/n neue Individuen entstehen. Auf jedes einzelne Individuum kommen also jährlich im Durchschnitt $1/n$ Junge. Wieviel von dieser Produktion auf jedes zeugende Individuum kommt, hängt hauptsächlich ab: 1. davon, ob geschlechtlich, d. h. durch Konkurrenz von zweien erzeugt wird, 2. von der Zahl der Zeugenden im Verhältniss zur Lebensdauer. Die Anzahl der produzirten Keime wird nun die hieraus sich ergebenden Zahlen um so mehr im Allgemeinen übertreffen, je seltener die Bedingungungen zur Befruchtung oder Entwicklung verwirklicht werden.

2. Die Zeugung durch Theilung (Zellzeugung).

Der einfachste Zeugungsvorgang ist, wie schon bemerkt, die Zelltheilung, welche bei vielen einzelligen Organismen zugleich die Individuenzeugung darstellt.

Das Zeugungsorgan der Zelle ist der Kern, welcher sich vor der Zelle selbst theilt. Derselbe ist ein Bläschen, welches ein Netzwerk

von Fäden enthält; in der Grundsubstanz befinden sich ein oder mehrere Kernkörperchen. Die Substanz des Netzwerks und der Kernkörperchen nimmt Farbstoffe leicht an (chromatische Substanz), die Grundsubstanz nicht (achromatische Substanz). Vor der Theilung vergrössert sich der Kern, seine Membran und die Kernkörperchen verschwinden, und die chromatische Substanz geht in einen Knäuel über, der sich in kurze Stücke zerklüftet (Fig. 150 *A*, einige Kernkörperchen sind noch sichtbar). Gleichzeitig bildet sich in der achromatischen Substanz ein System feiner Fäden, welche in zwei der Oberfläche nahen Polen (Centrosomen) zusammenlaufen, die Kernspindel (*B*). Die chromatischen

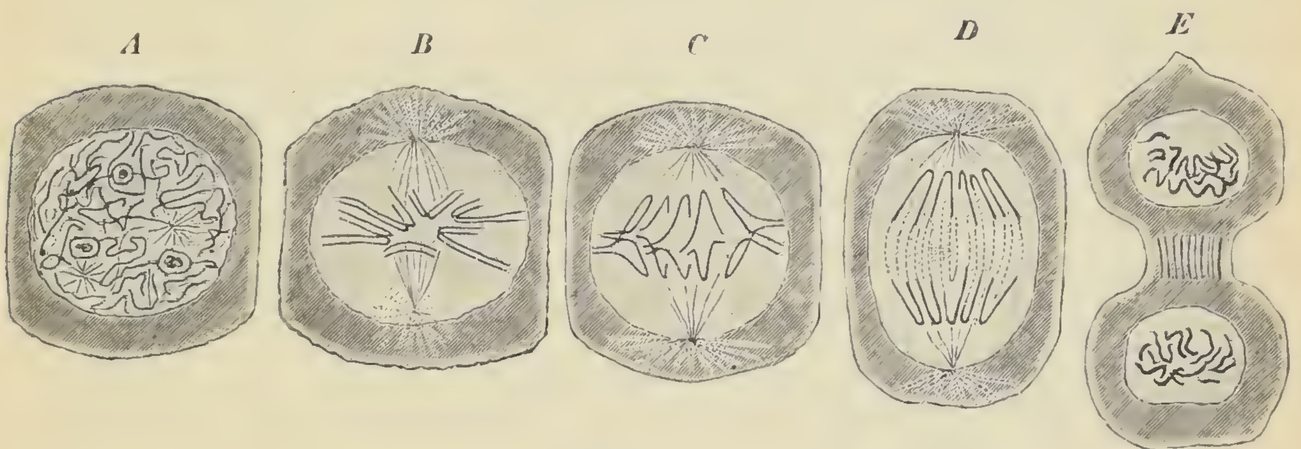


Fig. 150.

Theilstücke legen sich V-förmig gekrümmt an die Mitten der Spindelfäden, spalten sich der Länge nach in je zwei Fäden (*B*), welche sich trennen (*C*) und nach beiden Polen auseinanderweichen (*D*). Dort vereinigen sie sich wieder zu einem Knäuel (*E*), die Spindel löst sich auf und der Kern ist somit in zwei dem ursprünglichen ähnliche Kerne getheilt. Der Kerntheilung folgt eine Zerklüftung des Zellprotoplasmas, so dass jede Hälfte den einen neuen Kern enthält. Die angeführten Veränderungen heissen Karyokinese oder Mitose (Flemming).

Nach neueren Untersuchungen (van Beneden) scheint die Kernspindel aus dem Zellprotoplasma selber, ausserhalb des Kerns, ihre Entstehung zu nehmen, und ihre Strahlen kontraktil zu sein und durch ihre Kontraktion die V-förmigen Spaltstücke (Chromosomen) nach den Polen hinzuziehen.

Einzellige Organismen können sich auf dem gleichen Wege durch Theilung vermehren. Bei mehrzelligen ohne wesentlich differenzirte Organe kann der Komplex in mehrere zerfallen, wodurch ebenfalls eine Art Vermehrung stattfindet. Ist der eine dieser Komplexe relativ klein, so bezeichnet man ihn als Knospe des anderen; die Knospe kann am Stamme sitzen bleiben oder sich abtrennen, und im ersteren Falle mit dem Stamm und den anderen Knospen gemeinsame Hohlräume, Ka-

näle etc. besitzen. Durch wiederholte Knospung ohne Trennung können baumartige Verzweigungen entstehen. Bei Geschöpfen dieser Art werden auch nach künstlicher Theilung die einzelnen Stücke weiterleben können.

Auch bei der eigentlichen Zelltheilung kann der sich abspaltende Theil relativ klein sein, und wäre dann als Knospe zu bezeichnen (vgl. z. B. unten die Bildung der Richtungskörper).

3. Die geschlechtliche Zeugung.

Bei der grossen Mehrzahl der thierischen Organismen erfolgt die Zeugung durch Ablösung einer besonderen Zeugungszelle, des Eies, vom Zellkomplex des Organismus. Das Ei kann demnach als einzellige Knospe betrachtet werden.

Die Eizelle ist das Produkt eines besonderen Organs, des Eierstocks. Nur bei wenigen Thieren geht die Entwicklung des Eies ohne Weiteres bis zum Ende vor sich (Parthenogenesis). Die Regel ist, dass zur Entwicklung überhaupt, oder wenigstens über eine gewisse niedere Grenze hinaus, der Zutritt eines besonderen Elementes zum Ei erforderlich ist. Dies Element ist der Samen, das Produkt eines anderen Organs, des Hodens. Eierstock und Hoden sind entweder (bei den höheren Thierformen) auf verschiedene Individuen vertheilt, und dann heisst das eierstocktragende weiblich, das hodentragende männlich, — oder sie sind beide in einem einzigen Individuum vorhanden, welches dann hermaphroditisch genannt wird (bei vielen niederen Thierformen). Der Zutritt des Samens zum Ei heisst Befruchtung, und die Zeugung durch zu befruchtende Eier geschlechtliche Zeugung. Die Zeugung durch Theilung, Knospung oder unbefruchtete Eier (Parthenogenesis) heisst im Gegensatz dazu ungeschlechtliche Zeugung.

Die Parthenogenesis ist bereits bei vielen Thierarten festgestellt; sie kommt überall nur neben geschlechtlicher Zeugung vor und liefert stets nur Individuen eines einzigen Geschlechts (z. B. bei den Bienen und bei Polistes, einer Wespenart, männliche, bei den Psychiden weibliche). Das bekannteste Beispiel, das der Bienen, möge hier nähere Betrachtung finden: Im Bienenstocke finden sich drei Arten von Individuen: Männchen (Drohnen), zeugungsunfähige Weibchen (Arbeiter), und ein zeugungsfähiges Weibchen (Königin). Die Königin wird einmal im Jahre bei dem sog. Hochzeitsfluge von einem der sie umschwärmenden Männchen befruchtet und kehrt mit gefülltem Receptaculum seminis zurück. Sie ist jetzt im Stande, beim Legen die Eier zu befruchten oder unbefruchtet zu lassen; in die Drohnenzellen gelangen unbefruchtete, in die Arbeiterzellen befruchtete Eier. Der Zutritt oder Nichtzutritt des Samens hängt entweder vom Willen (Instinkt) der Königin oder von den mechanischen Verhältnissen der Zelle, in welche sie den Hinterleib eindrängt, ab. Ob die befruchteten Eier sich zum Arbeiter oder zur

Königin entwickeln, ist von der Fütterung der Larve durch die Arbeiter, vielleicht auch von der Form und Grösse der Zelle abhängig.

Ein Rudiment parthenogenetischer Entwicklung liegt bei vielen Thieren darin, dass unbefruchtete Eier die ersten Stadien der Furchung durchmachen, dann aber stehen bleiben: dies ist z. B. beobachtet beim Schwein (Bischoff), Kaninchen (Hensen), Huhn (Oellacher), bei Salpen (Kupffer). Bei Batrachiern furcht sich kein unbefruchtetes Ei (Pflüger).

4. Das Ei und seine Lösung.

Das Ei (Ovum, Ovulum) stellt in seiner einfachsten Gestalt eine kugelige Zelle dar, deren körniges Protoplasma Dotter (Vitellus) oder Hauptdotter genannt wird; ausser ihm besitzen die meisten Eier einen Nebendotter (Deutoplasma, van Beneden), d. h. ein neben dem Protoplasma in die Zelle eingelagertes Nährmaterial, welches das Protoplasma an Masse ungemein übertreffen kann. Der stets im Hauptdotter liegende blasenförmige Kern der Eizelle heisst Keimbläschen (Vesicula germinativa) und das Kernkörperchen Keimfleck (Macula germinativa); letzteres zeigt oft amöboide Bewegungen. Das Ei ist von einer Hülle eingeschlossen, der Eihaut (Zona); dieselbe ist in der einfachsten Form eine strukturlose, ziemlich dicke Membran, so dass sie im optischen Querschnitt als heller Ring erscheint (Zona pellucida der Säugethiere und des Menschen). Bei den meisten Eiern ist sie von zahllosen Porenkanälchen durchbohrt, bei einigen mit zottigen Auswüchsen besetzt, die mannigfachsten Formen endlich finden sich bei wirbellosen Thieren. Bei vielen Thieren besitzt die Hülle eine grössere, für die Befruchtung wesentliche Oeffnung, die Mikropyle (Keber); namentlich bei zahlreichen Wirbellosen und bei Fischen, auch bei einer Anzahl höherer Wirbelthiere.

In den sehr grossen Eiern der Fische, Amphibien, Reptilien und Vögel nimmt der Hauptdotter einen relativ kleinen, wandständigen Theil des Eies ein, und bildet den „animalen Pol“ desselben, welcher bei manchen Thieren (Frösche) durch Pigmentirung und durch geringeres spezifisches Gewicht ausgezeichnet ist, so dass er beim schwimmenden Ei nach oben, und bei centrifugirten Eiern gegen die Drehaxe gewandt ist. Beim Menschen und den Säugethieren (vgl. Fig. 153) ist der Nebendotter nur durch in den Hauptdotter eingestreute Kugeln repräsentirt; das Ei ist daher sehr klein: beim Menschen hat es nur einen Durchmesser von im Mittel 0,17, im reifen Zustande 0,2 mm; das Keimbläschen misst 37 μ, der Keimfleck 7 μ, die Dicke der Zona 10 μ. Eine Mikropyle ist beim Menschen nicht nachweisbar, wohl aber radiäre Zonastreifung.

Bei den Vögeln (Fig. 151) bildet der Hauptdotter den sog. Hahnentritt oder die Keimscheibe *h* mit dem Keimbläschen *k*, am höchsten Punkte des von der Dotterhaut *d* umhüllten Dotters. Die Hauptmasse besteht aus gelbem und weissem Nebendotter, letzterer (*w*) umgiebt die Keimscheibe, zieht sich von ihr als ein Strang bis zur Mitte des Dotters, und bildet ausserdem, mit dicken gelben (*g*) alternirende dünne weisse koncentrische Schichten um die Mitte, bis zur Oberfläche. Der weisse Dotter gerinnt weniger dicht und enthält kleinere Kugeln als der gelbe; erstere schliessen stark lichtbrechende Körner ein. Ob der Nebendotter ein genuiner Bestandtheil der Eizelle oder ein durch die Zona eingewandertes Produkt des Follikelepithels ist, ist noch immer streitig. Das Weisse *a* und die Kalkschale *s* sind accessorische Umhüllungen, die auf dem Wege durch die Tuben hinzukommen: von der peristaltischen Ausstossung wird die spiralige Windung der Hagelschnüre oder Chalazen *ch* im Weissen hergeleitet. Unter der Schale liegt die aus zwei Blättern bestehende Schalenhaut *b*; am stumpfen Eipol weichen dieselben auseinander und lassen den Luftraum *l* zwischen sich. Auch das Kaninchenei erhält in der Tuba eine Eiweissumhüllung.

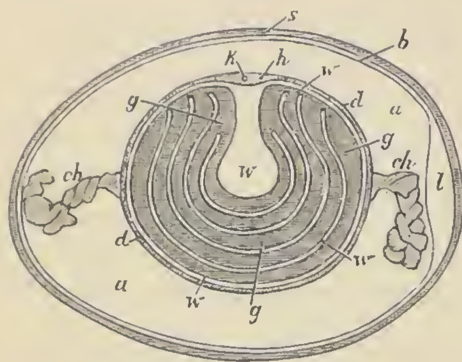


Fig. 151.
Schematischer Durchschnitt des Hühnereies.

Der Dotter des Vogeleies ist wegen seiner Grösse am meisten geeignet, über die chemische Zusammensetzung des Eies Aufschluss zu geben, jedoch sind die Ergebnisse nicht ohne Weiteres auf die Eier der Säugethiere übertragbar. Er enthält ausser Wasser und Salzen (besonders Kalisalzen) die Bestandtheile des Protoplasma, d. h. Eiweissstoffe verschiedener Art, namentlich auch Vitellin, ferner Fette, Cholesterin, Lecithin, Nuklein, einen gelben, dem Hämatoidin nahestehenden Farbstoff, Glykogen, Zucker etc. Die krystallartigen Dotterplättchen der Fische und Amphibien enthalten Vitellin, Lecithin und andere P-haltige Körper (p. 39).

Die volle Reife erlangt das Ei erst durch das Verschwinden des Keimbläschens (Purkinje, Bütschli, Hertwig). Dasselbe (*k b*, Fig. 152) rückt an die Oberfläche (an den animalen Pol), und entwickelt an seinem Rande eine Kernspindel *sp*, welche senkrecht zur Oberfläche stehend diese vordrängt und eine wahre Kerntheilung bewirkt; der äussere Theilkern *rk* aber liegt ausschliesslich ausserhalb des Eies (Polzelle, Richtungskörperchen). Dies wiederholt sich noch einmal;

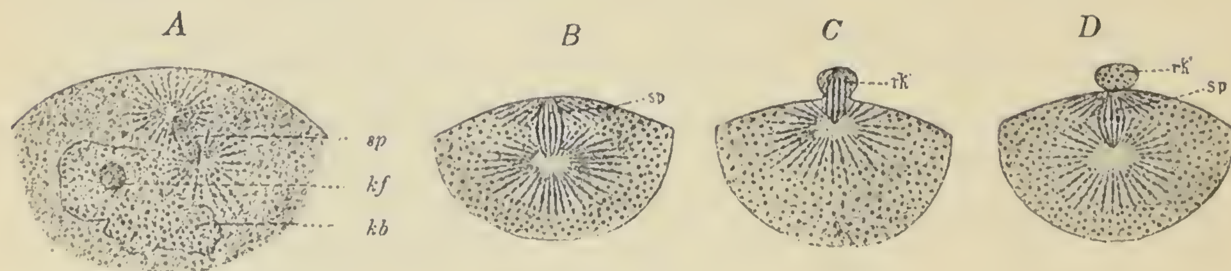


Fig. 152.

nach Ablösung der zweiten Polzelle kehrt das innere Kernsegment als neuer Eikern (weiblicher Pronukleus) in das Innere des Dotters zurück. S. auch unten sub 6.

Innerhalb des Eierstocks liegen die Eier bei den Säugethieren und beim Menschen in den Graaf'schen Follikeln, kugligen Blasen, die in den kleinsten Exemplaren bei der erwachsenen Frau etwa 0,03, im reifen Zustande dagegen 10—15 mm Durchmesser haben; sie sind in das Stroma des Ovariums eingebettet. Ihre Hülle besteht in einer gefässhaltigen bindegewebigen geschichteten Kapsel, welche innen von einem mehrschichtigen Epithel (Membrana granulosa s. germinativa) ausgekleidet ist. Letzteres ist an einer Stelle zu einem Zellenhaufen (Cumulus s. Discus proligerus) entwickelt, in welchen das Ovulum eingebettet ist; die ihm anliegende Zellschicht ist cylindrisch. Der Hohlraum des Follikels ist von einer gelblichen, eiweisshaltigen Flüssigkeit erfüllt. Ueber die Entstehung der Eier und Follikel s. das 14. Kapitel.

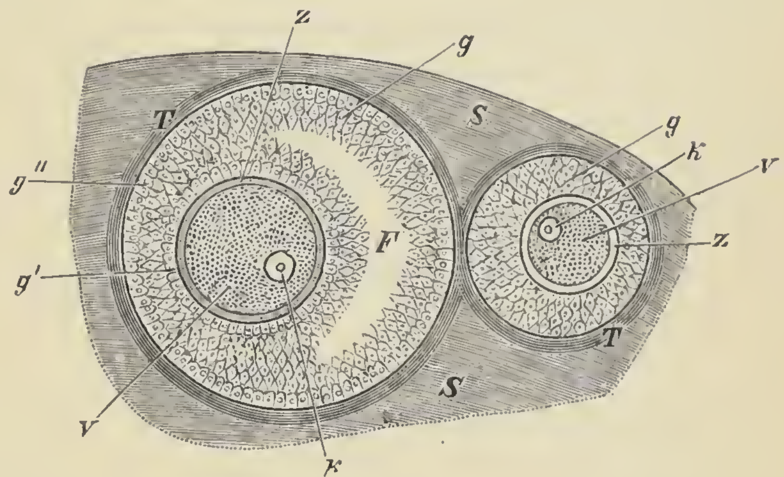


Fig. 153.

Der Follikel links beginnt Flüssigkeit *F* zu entwickeln. *S* Ovarialstroma. *T* verdichtete Schicht um den Follikel (Theca folliculi). *g* Granulosazellen. *g'*, *g''* cylindrische Schichten derselben am Ei und an der Theca. *z* Zona pellucida, links mit Porenkanälchen. *v* Dotter. *k* Keimbläschen mit Keimfleck.

Fig. 153 stellt schematisch zwei Säugethierfollikel verschiedenen Reifegrades dar.

b. Weibliche Pubertät, Brunst und Menstruation.

Die Lösung der reifen Eier aus ihrer Bildungsstätte im Ovarium findet nur in den Brunstzeiten statt (Bischoff), welche periodisch ein- oder mehrmals jährlich eintreten; die Menge der gleichzeitig entleerten Eier schwankt von 1 (Mensch) bis zu vielen Tausenden. Nur zur Brunstzeit ist bei Thieren eine fruchtbare Begattung möglich.

Beim menschlichen Weibe heisst die regelmässige periodische Eilösung und der sie begleitende Erscheinungskomplex Menstruation (Periode, Regel, monatliche Reinigung). Die ersten Menstruationen stellen sich in der gemässigten Zone im 14. bis 16. Lebensjahre ein; als mittlere Zeit wird $14^1/_3$ Jahre angegeben, für die heisse Zone dagegen 13, für die kalte $15^5/_6$ Jahre; üppige Lebensweise beschleunigt,

karge Nahrung und harte Arbeit verzögern den Eintritt; ausserdem hat die Race Einfluss. Gleichzeitig entwickeln sich die Brustdrüsen, die Behaarung der Schamgegend und der Achselhöhle, das Fettpolster unter der Haut nimmt zu, die Genitalien erreichen ihre vollständige Entwicklung; all dies bezeichnet man als den Eintritt der Mannbarkeit oder Pubertät. Zwischen dem 45. und 50. Lebensjahre hört meistens die Menstruation und in Folge dessen die Zeugungsfähigkeit auf (sog. Involution).

Die Lösung des Eies bei Brunst oder Menstruation wird durch die Reifung seines Follikels eingeleitet, d. h. dessen Grösse und Wandspannung nimmt durch Vermehrung des flüssigen Inhalts so bedeutend zu, dass er platzt; da der reifende Follikel jedesmal sich der Oberfläche des Ovariums nähert, und vor dem Bersten unmittelbar unter der Bindegewebshülle desselben liegt, so gelangt der ausfliessende Inhalt sammt dem in die Zellen des Cumulus proligerus gehüllten Ei unmittelbar in die Bauchhöhle. Dadurch aber, dass sich vor dem Bersten die ausgefranzte Mündung der Tuba an die Ovarialfläche so anlegt, dass sie kelchartig die Stelle des Follikels umfasst, gelangt das Ei (mit seltenen Ausnahmen, welche dann zur Bauchschwangerschaft führen können) in den Kanal der Tuba, und wird durch dessen nach aussen gerichtete Flimmerbewegung in den Uterus getrieben; diese Wanderung scheint, nach Erfahrungen an Thieren, mindestens 3 Tage in Anspruch zu nehmen, der Discus proligerus geht dabei verloren. Das gelöste Ei geht im Uterus, falls es nicht befruchtet war, auf unbekannte Weise zu Grunde. Im Uterus selbst ist das Flimmern anscheinend gegen die Tuben hin gerichtet (Kölliker, Wyder), hindert also schnellen Verlust des Eies und fördert den Zutritt des Samens. Nur von der Pubertät bis zur Involution findet das Flimmern statt.

Die geplatzte und entleerte Follikelwand, welche meist einen bei der Zerreissung hineingelangten Bluttropfen einschliesst, verändert sich (zum Theil schon vor der Berstung) in eigenthümlicher Weise. Die Zellen der Membrana germinativa wuchern zuerst und füllen sich mit einem gelben Fette an, während die Kapsel selbst immer weniger von dem Stroma des Ovariums zu unterscheiden ist. So entsteht der sog. gelbe Körper (Corpus luteum), welcher wiederum immer mehr in das Innere des Ovariums hineinrückt. Nachdem er eine gewisse Grösse erreicht hat (meist schon vor dem Eintritt der nächsten Menstruation, denn man findet meist nur Einen gelben Körper im Ovarium), schrumpft er zu einer bald unkenntlichen, zuweilen Pigmentkrystalle (Hämatoidin,

von dem Bluttropfen herrührend) enthaltenden Narbe zusammen. Auch an der Rissstelle der Ovarialhülle bleibt eine Narbe zurück, so dass die ursprünglich glatte Oberfläche mehr und mehr uneben wird.

Die Uterinschleimhaut ist während der Menstruation Sitz einer kapillären Blutung, welcher eine Aufwulstung der Schleimhaut mit Bildung einer nachher sich abstossenden Membran (Decidua menstrualis) voraufgeht. Das entleerte Blut (im Ganzen etwa 100—200 g) ist mit Uterinschleim, besonders mit Epithelzellen und mit Schleimkörperchen vermengt; wahrscheinlich rührt daher seine grössere Alkalescenz und seine Unfähigkeit zu gerinnen. Mit der Menstruation ist häufig allgemeines Unwohlsein verbunden.

Die Menstruation tritt in einer meist 28tägigen Periodik auf; der Blutausfluss dauert 2—3 Tage. Die Eilösung kann der Blutung voraufgehen oder auch nachfolgen; bei während der Blutung verstorbenen Frauen findet man häufiger einen geplatzten, als einen reifen, noch nicht geplatzten Follikel. Nach anderer Angabe (Leopold) findet man zu allen Zeiten reife und dem Bersten nahe Follikel. Jedenfalls ist die Eilösung das Wesentlichste der Menstruation (Bischoff), die Blutung kann fehlen.

Während der Schwangerschaft und der nachfolgenden Laktation sind die Menstruationen unterbrochen. Der von der letzten Eilösung herrührende gelbe Körper wird viel langsamer und zu einer viel bedeutenderen Grösse als sonst (bis zu $^1/_3$ des Eierstocksvolums) entwickelt, so dass man vor der Erkenntniss der periodischen Eilösung diesen als Corpus luteum verum und den gewöhnlichen als Corpus luteum spurium bezeichnete.

Die Vorgänge bei der Menstruation sind noch in vieler Beziehung dunkel; namentlich ist die Ursache der periodischen Follikelreifung, ihr Zusammenhang mit der Uterinblutung, der eigenthümliche Weg der Follikel im Ovarium vor und nach der Berstung, besonders aber die Anlegung des Tubenendes noch nicht hinreichend aufgeklärt. Die Entdeckung von eigenthümlich gelagerten glatten Muskelfasern in der den Uterus, die Tuben und die Ovarien tragenden Peritonealfalte (Rouget) scheint die Erklärung für die Mehrzahl dieser Erscheinungen anzudeuten. Es sollen dieselben erstens die Anlegung der Tubenmündung an das Ovarium (bei manchen Thieren findet diese nicht Statt, sondern statt dessen besitzt das Peritoneum zwischen beiden eine Flimmerstrasse, z. B. beim Frosch, Thiry), und zweitens durch Kompression der Venenstämme eine Blutstauung in den Geschlechtsorganen bewirken; die

Folge derselben soll eine Art Erektion in den den Corpora cavernosa des Penis ähnlich gebauten Gefässen sein, welche im Uterus zur Hämorrhagie, im Ovarium aber zur Vermehrung des Inhalts eines Follikels durch Transsudation und schliesslich zum Bersten desselben führt. Jedoch ist die Betheiligung rein morphologischer Prozesse, namentlich für die Follikelreifung, sehr wahrscheinlich; die Wucherung und Entartung der Granulosazellen, welche sich im gelben Körper vollendet, beginnt nämlich schon vor dem Bersten des Follikels. Von den zahlreichen Follikeln des Ovarium kommt übrigens nur ein sehr kleiner Theil zum Bersten. Die übrigen machen, nachdem sie gereift sind (was schon beim Kinde vorkommt), einen Rückbildungsprozess ohne Eilösung durch (Slavjanski).

Die Brunst der Thiere ist der menschlichen Menstruation völlig analog und besitzt eine ähnliche, je nach der Thierart 14—40tägige Periodik. Jedoch erstrecken sich die Brunsten bei den wild lebenden Thieren meist nur über gewisse Jahreszeiten und sind in dieser Hinsicht sehr von Klima, Nahrungsüberfluss u. dgl. abhängig. Bei den Thieren mit präformirten Placentarstellen (vgl. Kap. XIV.) findet die Blutung nur aus diesen statt.

Die menstruale Deciduabildung und Blutung wird von Vielen als eine Vorbereitung für die Festhaltung des Eies im Uterus im Befruchtungsfalle angesehen. Nach einer anderen Ansicht (Löwenthal) wird auch das menstruale Ei durch eine Decidua festgehalten; hat aber keine Befruchtung stattgefunden, so löst sich alsbald das Ei unter Kongestionserscheinungen und Blutung, und diese Kongestion bringt eine neue Reifung und Eilösung im Ovarium hervor. Im Befruchtungsfalle bleibt die Decidua bestehen und der Anlass für weitere Ovulationen fällt fort (s. unten p. 630 f.).

Die Multiparität, welche beim Menschen nur als Ausnahme vorkommt (Zwillinge, Drillinge etc.), wird auf die Zahl der gleichzeitig reifenden Eier und auf die Leichtigkeit der Lösung zurückgeführt, welche wiederum mit der Mächtigkeit und Derbheit des Ovarialstroma im Verhältniss zur Zahl der Follikel zusammenhängt; je höher die Thierklasse und Thierart, um so mehr reduzirt sich im Allgemeinen die Zahl der reifenden Eier (Hellin; vgl. auch p. 616).

5. Der Samen, seine Bereitung und Entleerung.

a. Samen, Hoden und männliche Pubertät.

Der menschliche Samen, in dem Zustande, in welchem er entleert wird, ist eine sehr zähe, klebrige, weissliche, alkalische Flüssigkeit von eigenthümlichem Geruche, welche an der Luft dünnflüssiger wird. Sie ist eine Mischung aus den Sekreten der in die ausführenden Wege mündenden Drüsen mit dem ursprünglichen Hodensekret, welches alkalisch oder neutral und geruchlos ist und leicht eintrocknet. Das

wesentliche Element des Samens sind die etwa 0,05 mm langen Samenkörperchen (Zoospermien, Spermatozoen) mit mandelförmigem Körper oder Kopf, einem schmalem Mittelstück und einem nach dem Ende zu immer feiner werdenden Schwanz (vgl. Fig. 154 und 155 A). Die Bewegungen derselben (p. 317) sind pendelnde oder wellenförmige Schwingungen des Schwanzes, durch welche das Samenkörperchen mit einer Geschwindigkeit von etwa 0,05—0,15 mm in der Sekunde in gerader Richtung (unter Rotation um seine Axe, Eimer) vorwärts getrieben wird bis ein Widerstand die Richtung ändert. Die Bewegung ist am schnellsten im eben entleerten Samen, sehr langsam oder ganz fehlend im Samen des Hodens. Am längsten erhält sie sich in Flüssigkeiten, deren Koncentration derjenigen des Samens nahe steht, namentlich lebhaft in den Sekreten der Samenausführungswege (s. unten), auch in denjenigen der weiblichen Genitalien; in anderen Flüssigkeiten hört sie bald auf, in Wasser, Speichel sogleich. Die Ursache der Bewegung ist unbekannt; die Einen halten den Kopf für das aktive Bewegungsorgan (Grohe), Andere den Schwanz (Schweigger-Seydel, v. la Valette St. George).

Die Samenkörperchen der Thiere haben grösstentheils ähnliche Gestalt, wie die menschlichen; jedoch ist der Kopf bei den meisten Thierklassen stabförmig, zuweilen wellig oder korkzieherartig gekrümmt. Bei manchen Wirbellosen kommen Formen ohne Wimperfaden vor, mit amöboider Bewegung oder ganz bewegungslos.

Die Bildung des Samens ist ein wesentlich morphologischer Vorgang, dessen Hauptstätte die gewundenen Hodenkanälchen sind. Aus den in wesentlichen Punkten von einander abweichenden Angaben der Autoren scheint das sicher hervorzugehen, dass die Samenkörperchen aus besonderen Zellen der Kanäle (Ursamenzellen, Spermatogonien) hervorgehen, während die übrigen (Stützzellen) sich mehr indifferent verhalten; man hat erstere als das Analogon der Ureier, letztere als dasjenige der Granulosazellen aufgefasst. Die Ursamenzellen bilden durch mehrfache Zelltheilung schliesslich die Samenzellen (Spermatiden), welche sich in Samenkörperchen umwandeln, wobei der Kern zum Kopf wird. Schliesslich dringen die Samenkörperchen in das Protoplasma der Stützzellen ein. Die Samenbildung geschieht wie es scheint kontinuirlich, und wird durch häufige Entleerungen vermehrt. Ueber die sekretorischen Nerven ist Nichts bekannt.

Fig. 154 (nach Kollmann) stellt die Hauptstadien der Samenentwicklung schematisch dar. *a* Ursamenzelle. *b* Samenmutterzellen mit Mitosen. *c* Samenzellen (Sper-

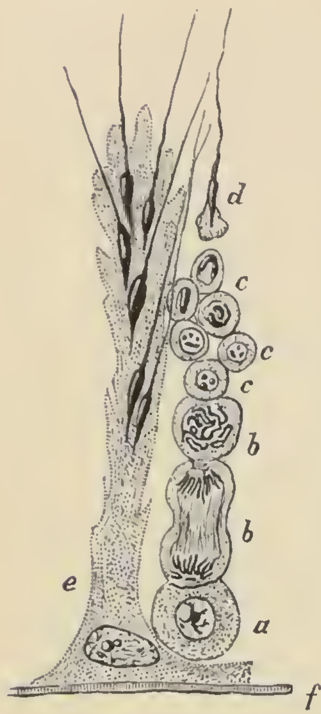


Fig. 154.

matiden), in den reiferen je ein Samenkörperchen erkennbar. *d* fertiges Samenkörperchen mit Protoplasmarest (Kopfkappe). *e* Stützzelle, am distalen Theil mit Samenkörperchen besetzt. *f* Wand des Hodenkanälchens.

Der gebildete Samen sammelt sich in den schwammigen Räumen des Corpus Highmori, in den mit Flimmerepithel versehenen Vasa efferentia des Nebenhodenkopfes und in dem langen Vas deferens an. Die Samenblasen, welche manchen Thieren fehlen, enthalten meist keinen Samenvorrath, und sind nicht als Reservoirs, sondern, vermöge ihrer starken Oberflächenvergrösserung durch Zotten und Falten, als Sekretionsorgane aufzufassen, ebenso das Ende des Vas deferens selbst. Beim Meerschweinchen enthalten die kolossalen Samenblasen ein gallertiges Sekret, welches bei der Begattung hinter dem Samen her ergossen wird (Leuckart). Die Sekrete dieser Organe, sowie diejenigen der Prostata und der Cowper'schen Drüsen, mischen sich dem Samen bei der Entleerung bei und scheinen die Hauptmasse des ejakulirten Samens auszumachen, besonders aber bei rascher Folge der Entleerungen, in welchem Falle der Samen wässriger und an Samenkörperchen ärmer wird.

Ueber die Chemie des Samens ist wenig Sicheres bekannt; am besten untersucht ist der Lachssamen; der untersuchte Samen höherer Thiere und des Menschen war mit den eben genannten Nebensekreten gemischt. Der Samen enthält Eiweissstoffe, Nuklein, Lecithin, Cholesterin, Fett und beim Lachse Protamin und Salmin (p. 32). In eingetrocknetem menschlichen Samen finden sich farblose prismatische Krystalle (Böttcher), welche aus Spermin (p. 25) bestehen (Schreiner, Ladenburg): dasselbe wird jedoch von der Prostata geliefert (Fürbringer). Das Sekret der Samenblasen des Meerschweinchens (s. oben) gerinnt auf Blutzusatz und enthält reichlich Fibrinogen (Hensen & Landwehr); wie Blut wirkt auch das Prostatasekret (Camus & Gley). Ein solches Gerinnsel bildet wahrscheinlich nach der Begattung im Cervixkanal einen Pfropf, der den Abfluss des Samens verhindert. Möglicherweise hängt auch das rasche Eintrocknen des Samens mit Gerinnungsvorgängen zusammen.

Die männliche Pubertät, d. h. der Beginn der Bildung reifen Samens, tritt zu einer etwa um ein Lebensjahr späteren Zeit ein, als die Eireifungen der Frau (p. 621) und mit ähnlichen Variationen. Eine bestimmte obere Altersgrenze ist nicht vorhanden. Die Pubertät kündigt sich auch hier durch Haarentwicklungen (u. A. auch diejenige des Bartes), Grösserwerden der Geschlechtstheile u. dgl. an. Dazu kommt

aber hier noch die Vergrösserung des Kehlkopfes und der Stimmwechsel, ferner ein deutlicheres Erwachen des Geschlechtstriebes, und nächtliche reflektorische Samenentleerungen. Bei Thieren steht vielfach die Entwicklung von Hörnern, Geweihen u. s. w. in innigem Zusammenhang mit der Pubertät. All diese Entwicklungen bleiben aus, wenn die Hoden frühzeitig exstirpirt oder in ihrer Ausbildung gehemmt sind.

Die Angabe, dass bei Froschmännchen der Umklammerungsreflex (p. 412) nach Entleerung oder Exstirpation der Samenblasen fehle (Tarchanoff), wird bestritten (Steinach); nur Kastration hat diese Wirkung bei Fröschen, nicht bei Säugern. Bei Ratten und Meerschweinchen hebt auch Exstirpation der Samenblasen und der Prostata den Geschlechtstrieb nicht auf, macht aber den Koitus unfruchtbar (Steinach).

b. Die Erektion und die Ejakulation.

Die Samenentleerung ist die Folge einer komplizirten Erscheinungsreihe, welche normal von gewissen psychischen Motiven ausgeht. Die Neigung zu solchen Zuständen, oder das, was man als Lebhaftigkeit des Geschlechtstriebes bezeichnet, wird durch körperliche und geistige Anstrengung, Sorge, kärgliche Ernährung beträchtlich herabgesetzt.

Vorbedingung für die normale Entleerung ist die Erektion, d. h. eine strotzende Blutanfüllung der drei Corpora cavernosa, wodurch der Penis verlängert und zu einer abgerundet prismatischen Form gesteift wird; zugleich richtet er sich in die Höhe, wegen der Kürze des Aufhängebandes, und nimmt eine leichte nach der Bauchseite konkave Krümmung an. Das Wesen der Erektion ist noch nicht hinreichend aufgeklärt. Die Corpora cavernosa bilden ein kommunizirendes Höhlensystem, welches eine Erweiterung der Venen darstellt (v. Frey). Da die Septa der schwammigen Räume glatte Muskelfasern enthalten, also das Lumen der Corpora cavernosa aktiv verändern können, so sind zwei Erklärungen für die Erektion möglich, nämlich: 1. ein vermehrter Zufluss durch Nachlass einer im Ruhezustande vorhandenen tonischen Kontraktion (Kölliker); 2. eine Hemmung des Blutabflusses aus den Schwellkörpern durch Kompression der abführenden Venen. Beides scheint in der That stattzufinden, wie folgende Erfahrungen zeigen: Beim Hunde giebt Reizung der Nervi erigentes (Fäden, die vom Plexus ischiadicus zum Plexus hypogastricus gehen) Erektion (Eckhard); bei dieser Reizung bluten zugleich angeschnittene Arterien des Penis stärker (Lovén); die Erektionsnerven, zu welchen auch sympathische zum Plexus hypogastricus tretende Fäden zu rechnen sind (François-Franck), müssen also zu den gefässerweiternden Nerven gezählt werden, jedoch

erstreckt sich ihre Erweiterungswirkung auch auf Bezirke, welche morphologisch dem Venensystem zugehören; in den Arterien des Penis erreicht der Blutdruck bei der Erektion $^1/_6$ von dem der Karotis (Lovén). Die vasomotorischen Fasern des Penis gehen durch den N. pudendus (nur konstriktorisch wirkend, François-Franck) und die N. dorsales penis; Durchschneidung derselben bewirkt für sich keine Erektion, verhindert aber die Erektion für die Zukunft (Hausmann & Günther). Eine Kompression der abführenden Venen scheint stattzufinden, namentlich beim Maximum der Erektion: a. durch den M. transversus perinaei, durch den die Vv. profundae hindurchtreten (Henle), b. durch trabekuläre, aus glatten Muskelfasern bestehende Vorsprünge in den Venen des Plex. Santorini (Langer), c. dadurch, dass die Vv. profundae durch die Corpora cavernosa selbst hindurchtreten (Langer). Die Volumzunahme des Penis ist dadurch ermöglicht, dass die Arterien eine rankenförmige Aufwickelung besitzen (Arteriae helicinae), und die Haut im Praeputium eine Falte besitzt, welche bei der Erektion verstreicht, wobei die Eichel sich entblösst.

Das nächste Centrum für die Erektion liegt im Lendentheil des Rückenmarks (Goltz). Nach Durchschneidung an der Grenze zwischen Hals- und Brustmark bewirkt bei Hunden mechanische Penisreizung noch reflektorische Erektion (starke Reizung sensibler Nerven verhindert diesen, wie andere Reflexe, p. 417), nicht aber nach Zerstörung des Lendenmarks. Das Gehirn steht mit diesem Centrum in Verbindung; dies ergiebt sich schon aus der Erektion durch psychische Zustände; ferner tritt bei Reizung der Pedunculi cerebri, des Halsmarks etc. (Ségallas, Budge, Eckhard), so auch häufig bei Erhängten, Erektion ein.

Die Entleerung des Samens erfolgt reflektorisch durch anhaltende (p. 415) mechanische Reizung des erigirten Penis, welcher besonders entwickelte Nervenendorgane besitzt. Auch andere Reize der Urogenitalgegend, z. B. starke Füllung der Blase, können Samenentleerung bewirken, jedoch normal nur im Schlafe (Pollutiones nocturnae). Das spinale Centrum für den Ejakulationsvorgang liegt ebenfalls im Lendenmark.

Die Entleerung des Samens aus den Samenbehältern in die Harnröhre geschieht wahrscheinlich durch peristaltische Kontraktionen der mit glatter Muskulatur versehenen Samenleiter und Samenblasen, die Entleerung aus der Harnröhre aber (Ejaculatio seminis) durch rhythmische Kontraktionen der Mm. bulbo- und ischio-cavernosi. Der Weg zur Blase ist durch die Erektion des Caput gallinaginis abgeschnitten,

welche zugleich die Harnentleerung während der Erektion verhindert. Dem sich entleerenden Samen mischen sich die oben genannten Sekrete bei. Die Menge des entleerten Samens wird zu 0,75—6 ccm angegeben.

Beim Meerschweinchen bewirkt Reizung eines auf der Cava inf. in der Höhe der Nierenvenen liegenden Ganglions Ejakulation ohne Erektion (Rémy). Ebenso wirkt Reizung des isolirten Lendenmarks, während die Abtrennung desselben an sich Ejakulation und Erektion macht, woraus man auf Hemmungsnerven schliesst, welche durch das Mark verlaufen (Spina).

6. Die Begattung und die Befruchtung.

Die Befruchtung erfordert eine Berührung des Samens mit dem gelösten Ei. Auch künstliche Befruchtung ist möglich; selbst sehr kleine Mengen Samen scheinen zur Befruchtung zu genügen, sobald sie noch Samenkörperchen enthalten, während Samen, welcher durch Filtration von den letzeren befreit worden, wirkungslos ist (Spallanzani).

Die für die Zuführung des Samens zum Ei erforderlichen Akte heissen Begattung. Bei Thieren, deren Eier sich im mütterlichen Körper entwickeln, muss der Samen in denselben eingeführt werden (innere Begattung); ebenso bei denjenigen eierlegenden Thieren, deren Eier vor der Entleerung sich mit accidentellen Hüllen umgeben (p. 620), so dass sie nach der Entleerung nicht mehr befruchtungsfähig sind. Dagegen kann bei den nackte Eier entleerenden Thieren die Befruchtung nach der Entleerung geschehen, und die Begattung besteht hier entweder in einem Umklammern des Weibchens durch das Männchen bis zur Entleerung der Eier, wobei der Samen über letztere ergossen wird, wie bei den Fröschen (vgl. p. 412, 627), oder in blossem Verfolgen der Weibchen durch die Männchen bis zur Entleerung der Eier, wie bei den Fischen. Auf die mannigfachen Modifikationen dieser Vorgänge bei den niederen Thieren kann hier nicht eingegangen werden.

Bei den höheren Wirbelthierklassen und beim Menschen findet innere Begattung statt. Der in die Scheide eingeführte erigirte Penis wird beim Menschen durch die Reibung an den unebenen Scheidenwänden und durch den fest umschliessenden Constrictor cunni in der schon erwähnten Weise bis zur reflektorischen Ejakulation gereizt, unter allgemeinen Aufregungserscheinungen beider Theile. Auch in den weiblichen Geschlechtsorganen treten durch die sensiblen Reize beim Koitus gewisse Reflexbewegungen ein, welche wahrscheinlich hauptsächlich die Aufnahme des Samens in die inneren Genitalien befördern. Als solche werden angegeben: eine senkrechtere Aufstellung des Uterus (vielleicht durch Erektion desselben, Rouget) und vermuthungsweise peristaltische

Bewegungen des Uterus und der Tuben, nach dem Ovarium gerichtet, welche bei Thieren wenigstens beobachtet sind. Diese würden erklären, wie ein Theil des Samens trotz der in den Tuben entgegengesetzt gerichteten Flimmerbewegung zum Ovarium geleitet wird, ein Vorgang, für welchen die regellose Bewegung der Zoospermien kaum verwerthet werden kann. Nach der Ejakulation hört die Erektion und die psychische und physische Aufregung sehr schnell auf, beim Mann früher als beim Weibe; bei beiden Geschlechtern folgt eine andauernde Ermattung nach. Beim Weibe wird durch die erste Begattung der Hymen, meist unter geringer Blutung, zerrissen.

Der Ort der Berührung zwischen Ovulum und Samen wird natürlich vom Zufall abhängen. Soll aber Befruchtung eintreten, so muss die Berührung jedenfalls vor der Anlegung der tubalen Umhüllungen, also bei Vögeln, Kaninchen etc., nach Vielen auch beim Menschen, im Anfangstheil der Tuben erfolgen. Dass der Samen soweit vordringt, ist sicher; man findet häufig bei Säugethieren nach der Begattung die Oberfläche der Ovarien mit Samenfäden bedeckt (Bischoff); hierdurch sind auch die zuweilen vorkommenden Ovarial- und Abdominalschwangerschaften zu erklären. Eng hängt hiermit die Frage zusammen, ob mit der Begattung eine Eilösung ähnlich der menstrualen verbunden ist, oder ob bei fruchtbaren Begattungen nur die durch die Menstruation gelösten Ovula befruchtet werden. Für das letztere spricht die Analogie mit den Säugethieren, die nur zur Brunstzeit befruchtet werden können. Da nun das menschliche Weib zu jeder Zeit befruchtet werden kann, so muss man, wenn die Begattung nicht direkt eine Eilösung bewirken kann (was neuerdings wieder behauptet wird, Slavjansky, Leopold), annehmen, dass entweder das noch vorhandene und befruchtungsfähige Ovulum der letzten Menstruation befruchtet wird, oder dass der Samen sich bis zur nächsten Eilösung befruchtungsfähig in den weiblichen Genitalien, vielleicht auf dem Ovarium, erhält. Vielleicht kommt Beides vor.

Bei brünstigen Katzen, Kaninchen u. dgl. wird zweifellos die Eilösung durch die Begattung beschleunigt (Coste u. A.), woraus freilich noch nicht geschlossen werden kann, dass beim Weibe jederzeit durch Begattung eine Lösung herbeigeführt werden könne. — Da die grössere Mehrzahl der fruchtbaren Coitus in die ersten 14 Tage nach der Menstruation fällt, sehen die Meisten die Befruchtung des vorigen Menstrualeies als die Regel an. Dann müsste aber, da die Blutung die Zerstörung der Decidua menstrualis bedeutet (p. 623, 624), nach der Befruchtung eine neue Deciduabildung stattfinden. Viele Gynäkologen nehmen jetzt im Gegentheil an, dass das nach dem Coitus gelöste Ei befruchtet wird, dessen Decidua menstrualis nicht zerstört wird (daher keine Blutung), sondern zur Decidua vera wird.

Warum aber dann die Konception leichter erfolgt, wenn der Samen mehr als 14 Tage im Uterus auf das Ei zu warten hat, bleibt unklar; vielleicht ist das Ei nur im Anfang der Tube befruchtungsfähig (vgl. p. 630); dass aber der Same über 14 Tage braucht, um bis dahin zu gelangen, ist sehr unwahrscheinlich.

Bei sehr vielen Thieren ist festgestellt, dass befruchtete Eier Samenkörperchen enthalten, und das Eindringen derselben ist in vielen Fällen direkt beobachtet. Man nimmt jetzt allgemein an, dass die Befruchtung sich durch das Eindringen eines Samenkörperchens in den Dotter vollzieht. Bei den Eiern mit Mikropyle ist diese die Eintrittspforte; bei den Säugethiereiern scheinen die Samenkörperchen sich vermöge ihrer Eigenbewegung durch die weiche Zona, oder durch Porenkanäle derselben einzubohren. Normal dringt nur Ein Samenkörper ein.

Das Eindringen durch die Mikropyle wird bei manchen Eiern durch einen aus letzterer herausragenden kontraktilen „Imprägnationspfropf" gefördert (van Beneden). Bei anderen Eiern (Asterias, Fol) kommt da, wo der Kopf des Samenkörperchens anstösst, die oberflächliche Protoplasmaschicht demselben in Gestalt eines Hügels („Empfängnisshügel") entgegen (Fig. 155, *A*). Nach der Einbohrung löst sich von

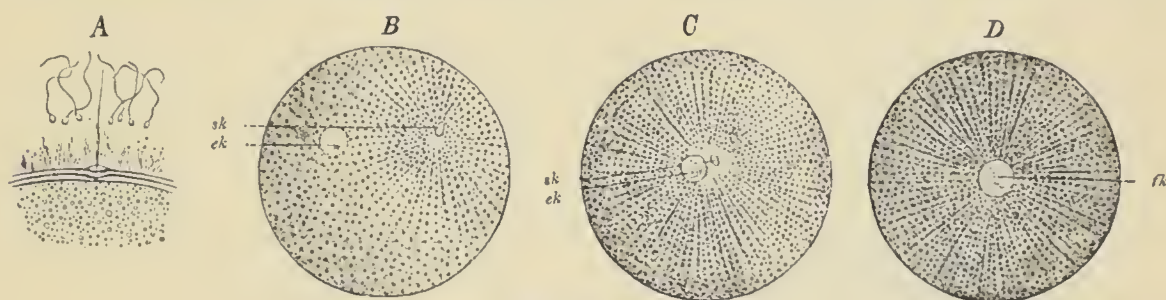


Fig. 155.

diesem Hügel ausgehend eine Membran vom Dotter ab, die Dotterhaut. Dieselbe verhindert das Eindringen weiterer Zoospermien, welches nur bei abnormer Beschaffenheit des Eies eintritt („Polyspermie").

Nach Beobachtungen an Wirbellosen (Fol, O. Hertwig u. A.) bildet das befruchtende Samenkörperchen aus seinem Kopfe einen Zellkern (Spermakern, männlicher Pronucleus, *sk* Fig. 155 *B*, *C*), welcher sich mit dem Eikern *ek* (p. 621) vereinigt, nachdem um beide sich radiäre Dotterstreifungen entwickelt haben; durch diese Konjugation bildet sich der Furchungskern *fk* (Fig. 155 *D*), der Ausgangspunkt der folgenden Zelltheilung oder Furchung (Kap. XIV.). Jedoch kommt wie schon erwähnt auch ohne Befruchtung Furchung, oder wenigstens Anfangsstadien derselben, vor (p. 619).

Tiefer in das grosse Räthsel der Befruchtung einzudringen, und namentlich die Vererbung der individuellsten elterlichen Eigenschaften zu erklären, muss einer vielleicht sehr fernen Zukunft überlassen bleiben.

Die Ablösung der Polzellen (p. 620) wird als Austausch eines Theiles des weiblichen Eikerns gegen den hinzutretenden Spermakern aufgefasst (Hertwig). Hierfür spricht namentlich, dass bei Parthenogenesis nicht zwei, sondern nur eine Polzelle gebildet wird (Weismann, Blochmann).

7. Die äusseren Schicksale des befruchteten Eies und die Geburt.

Während die unbefruchteten Menstruationseier im Uterus zu Grunde gehen, wird im Falle der Befruchtung das Ei im Uterus festgehalten und bleibt in demselben während einer bestimmten Zeit (Schwangerschaft, Graviditas, Gestatio). Am Schlusse derselben erfolgt die Entleerung des Eies (Geburt, Partus).

Die Festhaltung des Eies geschieht dadurch, dass es sich an die sich stark verdickende Uterinschleimhaut (Decidua vera) anlegt und letztere das Ei umwächst und über demselben zusammenwächst, es vollständig umschliessend (Decidua reflexa). An der ursprünglichen Insertionsstelle (auch Decidua serotina genannt) bildet sich durch im 14. Kap. zu erörternde Vorgänge die Placenta, ein gefässreiches Organ, welches aus zwei sich innig verbindenden und beim Menschen nicht ohne Zerreissungen trennbaren Theilen, einem fötalen und einem uterinen besteht. Der Uterus selbst vergrössert sich in all seinen Theilen, namentlich aber in der Muskulatur, mit dem wachsenden Ei, und nimmt eine diesem entsprechende abgerundete Gestalt an. Am Schlusse der Schwangerschaft hat er von 30—40 g auf circa 1000 g zugenommen.

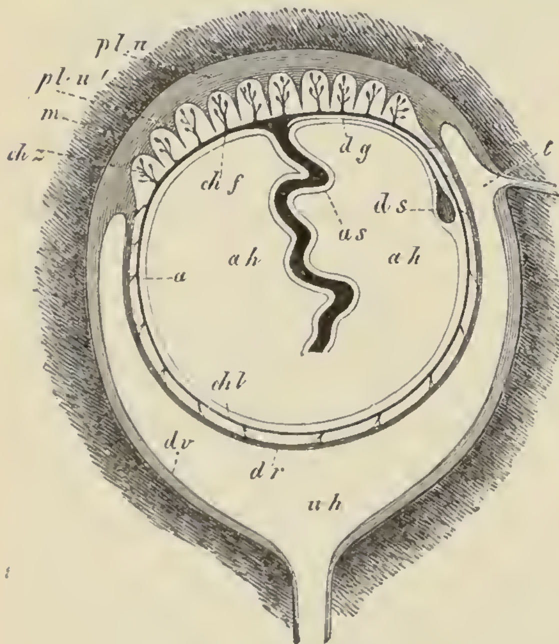


Fig. 156.

Fig. 156 (nach Kölliker) stellt schematisch einen Längsschnitt durch den Uterus am Ende der Schwangerschaft dar. *dv* ist die Decidua vera, *dr* die Decidua reflexa: der der Deutlichkeit halber zwischen beiden gelassene Raum *uh* existirt in Wirklichkeit nicht. *m* Muscularis des Uterus, *t* Mündung einer Tube, *plu* Placenta uterina, *plu'* Fortsätze derselben zwischen die Zotten *chz* des Chorion frondosum *chf* (Placenta foetalis); *chl* Chorion laeve, *a* Amnion, *as* Amnionscheide des Nabelstrangs; der Foetus ist weggelassen; *dg* der Dottergang, *ds* der Dottersack.

Die Ernährung des Embryo, welche vor Allem in einem Aufbau seiner Organe besteht, also masserhafter Stoffzufuhr bedarf, erfolgt mittels der Placenta auf Kosten der Mutter. Der Uebergang von Sauerstoff und zahlreichen gelösten Stoffen in den Foetalkörper ist experimentell nachgewiesen. In viel kleinerem Massstabe bedarf der Fötus

einer Abfuhr von Produkten, da der Stoffverbrauch bei dem Mangel an Muskelarbeit und bei der Wärme der Umgebung anscheinend gering ist; die Abfuhr ist bisher nicht direkt erwiesen. Harnkörper finden sich im Amnionwasser.

Beim Vogelei bezieht der Embryo seine Stoffe mit Ausnahme des Sauerstoffs aus Nahrungsdotter und Albumen. Hier lässt sich der chemische Aufbau des Körpers leicht verfolgen (L. Liebermann). Von Resultaten soll hier nur erwähnt werden, dass leimgebende Substanzen beim Hühnchen erst nach dem 10. Tage auftreten.

Die Schwangerschaft dauert 10 Menstruationsperioden, d. h. die Geburt erfolgt in der Regel am 280. Tage nach dem Eintritt der letzten Menstruation. Es sind anscheinend dieselben, auch während des Ausfalls der Menstruation sich in gleicher Periodik mehr latent wiederholenden Genitalveränderungen, welche in Verbindung mit den durch die Spannung u. dgl. gegebenen permanenten Reizen den Reflex der Entleerung herbeiführen; zumal auch Aborten am häufigsten in den Zeiten der latenten Menstruationen sich einstellen.

Von Interesse für diesen Zusammenhang ist die grosse Empfindlichkeit des Ovarium, von welchem zahlreiche Reflexe auf Herz und Gefässe ausgelöst werden können (Buys).

Vom Mechanismus der Geburt können hier nur die Grundzüge kurz angeführt werden (das Nähere s. in den geburtshilflichen Lehrbüchern). Die Austreibung erfolgt durch periodische schmerzhafte Kontraktionen der Uterusmuskulatur, die Wehen, welche immer häufiger und stärker werden und auf der Höhe durch die Bauchpresse unterstützt werden. Sie bewirken zunächst eine Erweiterung und völliges Verstreichen des Muttermundes, durch welchen die aus Decidua reflexa, Chorion und Amnion bestehende Eiwand (s. Fig. 156) hervorgetrieben wird, welche demnächst zerreisst und einen Theil des Liquor amnii (Fruchtwasser) abfliessen lässt. Der jetzt ungleichmässiger auf die Innenwand des Uterus drückende Embryo verstärkt die Wehen, und wird durch dieselben allmählich, meist mit dem Kopfe voran, durch das Becken und die sich erweiternde Vagina und Vulva herausgetrieben, wobei der Kopf durch die Verschiebbarkeit der Schädelknochen, das Becken durch geringe Nachgiebigkeit seiner Symphysen etwas sich adaptirt.

Ueber die Innervation des Uterus ist Folgendes ermittelt: Reizung des Rückenmarks bis hinauf zum Kleinhirn bewirkt Kontraktionen; die vom Rückenmark zum Uterus tretenden Fasern entspringen hauptsächlich aus der Gegend des letzten Brust- und des 3. und 4. Lendenwirbels, bei manchen Thieren noch tiefer. Sie treten in sym-

pathische Bahnen über, durchziehen das Gangl. mesent. inf. und den Hypogastricus. Dass auch die Sakralnerven (Erigens) an den Uterus Fasern abgeben (Frankenhäuser u. A.), wird bestritten (Langley & Anderson). Nach v. Basch & Hofmann sollen die lumbalen Nerven nur die Ringfasern, die sakralen nur die Längsfasern zur Kontraktion bringen; nach Fellner sind die Nerven identisch mit denjenigen des Mastdarms und in ihrer Wirkung ebenso vertheilt (vgl. p. 199); beides wird von Langley bestritten. Ausser der spinalen Innervation scheint der Uterus noch nähere, vielleicht theilweise in seinem Parenchym liegende Centra zu haben. Dieselben werden durch dyspnoisches Blut erregt (Oser & Schlesinger), so dass Erstickung, Kompression der Aorta (Spiegelberg), Verblutung u. s. w. Uteruskontraktionen bewirken. Nach Dembo soll dies Centrum nicht im Uterus selbst, sondern in der vorderen Wand der Scheide liegen. Auch das im Gehirn liegende Centrum für die Uterusbewegungen wird durch dyspnoisches Blut erregt (Oser & Schlesinger). — Für die Geburt genügt das im Lendenmark gelegene Centrum; denn der Eintritt derselben ist bei Hündinnen mit isolirtem Lendenmark beobachtet (Goltz u. A.).

Der Druck im Uterus setzt sich zusammen aus dem allgemeinen Abdominaldruck, welcher besonders mit den Athmungsphasen variirt, und aus der eigenen Spannung der Uteruswand; durch eingeführte, mit Manometern verbundene Wasserbeutel lässt sich der Druck annähernd bestimmen und graphisch registriren (Schatz, Polaillon). Er beträgt etwa 100 mm Hg, wovon zwei Drittel auf eigene Spannung kommen; die Abdominaleinflüsse sind im Uterus kleiner als in der Scheide, solange der Muttermund geschlossen ist. Die Dauer einer Wehe ist im Mittel 106 sek., der Schmerz tritt später ein und endet früher als die Kontraktion und fehlt bei schwachen Kontraktionen ganz; er scheint erst bei Drucksteigerungen um mehr als 10 mm zu beginnen. Nach Westermark steigt der Druck auf der Höhe der Geburt für das etwa 8 sek. dauernde Wehenmaximum bis 400 mm Hg. Die Kraft der Wehe wird zu 88, der Gesammtdruck auf das Ei auf der Höhe zu 154 kg, die Arbeit einer Wehe zu 9 kg-m berechnet (Polaillon). Mit zunehmender Entleerung steigt die Kraft, sowohl durch die Wandverdickung als auch durch die günstigeren Verhältnisse bei Verkleinerung des Hohlorgans (Schatz). Beim nicht trächtigen Kaninchen sind spontane rhythmische Kontraktionen des Uterus (Frommel) und der Vagina (Jastreboff) beobachtet, ebenso am ausgeschnittenen Schafuterus bei künstlicher Cirkulation (Nawrocki & Skabitschewski), welche aber möglicherweise durch die Untersuchungsmethode bedingt sind. Die Nerven der Scheide, Konstriktoren und Dilatatoren für die Muskulatur und die Gefässe, kommen aus dem Grenzstrang und gehen durch das 2. Lumbar- bis 4. Sakralganglion (Langley).

Der völlig geborene Embryo hängt noch mit der Placenta durch den langen Nabelstrang (Kap. XIV.) zusammen, welcher bisher Athmung und Ernährung vermittelte. Durch die Kontraktionen des Uterus

löst sich aber die Placenta in toto, also auch der uterine Theil, vom Uterus ab, ein Vorgang, welcher natürlich mit Blutung verbunden ist. Sobald die Placenta sich abzulösen beginnt, hört die foetale Respiration durch das mütterliche Blut auf und es tritt in Folge dessen eine dyspnoische Veränderung der foetalen Blutgase ein, welche, vielleicht in Verbindung mit dem Luftreiz, die erste Inspiration durch die Lungen veranlasst (vgl. p. 136). Die noch im Uterus befindliche Placenta ist jetzt für das Kind unwesentlich, und der Nabelstrang, dessen Arterien zu pulsiren aufhören, kann, nach vorheriger Unterbindung auf foetaler Seite, durchschnitten werden. (Bei Thieren erfolgt diese Trennung durch Abreissen oder Durchbeissen.) Das Kind ist mit dem angehäuften Hauttalg (Vernix caseosa) überzogen. Nachdem die Austreibung der Placenta mit den Eihäuten, die sog. Nachgeburt, erfolgt und durch fortschreitende Kontraktionen des Uterus (Nachwehen) die Blutung gestillt ist, beginnt eine Regeneration der Uterusschleimhaut und Verkleinerung der Muskelschicht mit Neubildung von Faserzellen; erstere ist mit einem schleimigen, anfangs bluthaltigen Ausflusse (Lochien) verbunden; der Ausfluss dauert 2 Wochen, die volle Regeneration 2 Monate. — Mit der Geburt beginnen die mütterlichen Milchdrüsen zu secerniren, und erst beim Nachlass dieser Sekretion, etwa nach 10 Monaten, tritt die seit der Befruchtung unterbrochene Menstruation wieder ein.

Vierzehntes Kapitel.

Die Entwicklung des Embryo und des Geborenen.

Geschichtliches. Obgleich das Alterthum, namentlich ARISTOTELES, schon mannigfache Kenntnisse über einzelne entwicklungsgeschichtliche Stadien besass, wurden erst im 17. Jahrhundert von FABRICIUS AB AQUAPENDENTE, HARVEY, SPIGELIUS u. A. umfassendere Studien über die Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Säugethiere, namentlich aber des bebrüteten Hühnereies, gemacht, welche letztere MALPIGHI 1687 vorzüglich beschrieb; die Entwicklung des Säugethieres musste, da das Ovulum noch unbekannt war (vgl. p. 613), namentlich in ihren Anfängen unverständlich bleiben. Die erste Erwähnung eines Furchungsstadiums findet sich bei SWAMMERDAM für das Froschei. Die Begründung der heutigen Entwicklungslehre ist das Verdienst von CASP. FRIEDR. WOLFF († 1794), welcher 1750—1769 mit der Erkenntniss der Darmrohrbildung durch Abschnürung, der Entdeckung des nach ihm benannten Organs und vieler anderen wichtigen Entwicklungsvorgänge eine totale

Umwälzung dieses Gebietes hervorbrachte, und zugleich die Lehre von den Keimblättern, ja sogar die Zellenlehre annähernd aussprach. Er entschied auch den namentlich im 18. Jahrhundert geführten Streit zwischen der Theorie der Evolution und der Epigenese; die erstere behauptete, dass der Embryo im Ei schon enthalten sei und durch die Entwicklung nur frei werde, womit folgerichtig die Annahme einer unendlichen Einschachtelung der Generationen verbunden wurde; die andere liess den Embryo im Ei aus einer einfachen Anlage erst entstehen. WOLFF's Arbeiten bewiesen das letztere. Auf seine Arbeiten, welche erst 1812 ins Deutsche übertragen wurden, stützten sich alle folgenden Untersucher. Unter ihnen sind vor Allem zwei Schüler DÖLLINGER's zu nennen: PANDER, der Begründer der Lehre von den Keimblättern (1817), und K. E. v. BAER (schon p. 613 als Entdecker des Ovulum genannt), der Ausbilder derselben und zugleich Schöpfer der vergleichenden Entwicklungslehre (1819—1834). SCHWANN's Zellenlehre (1838) vertiefte die Studien über die Entwicklung, namentlich über die Furchung, beträchtlich, besonders nachdem die Zellnatur des Ovulum durch die Entdeckung des Keimbläschens und Keimflecks (p. 613) festgestellt war; v. SIEBOLD, BISCHOFF, REICHERT, KÖLLIKER, REMAK, deren Arbeiten auch in allen speziellen Punkten für die Entwicklungsgeschichte von grösster Bedeutung waren, zeigten, dass die Furchung eine wahre Zelltheilung ist, und dass die von SCHWANN angenommene freie Zellbildung nicht existirt. Eine besondere Richtung erhielt in neuester Zeit die Entwicklungsgeschichte unter dem Einfluss der Theorie von CH. DARWIN (1859), durch den von AGASSIZ und HÄCKEL (1875) aufgestellten Satz von der Uebereinstimmung der individuellen und der Stammesentwicklung, welcher namentlich auf die vergleichende Entwicklungsgeschichte und auf die Theorie der Keimblätter bedeutend eingewirkt hat.

1. Allgemeines.

Die Entwicklung der Eier geschieht in den meisten Fällen ausserhalb des mütterlichen Organismus, in den verschiedensten dazu geeigneten Lokalitäten. In den meisten Fällen ist eine bestimmte Temperatur für die Entwicklung erforderlich, welche theils durch die zum Legen gewählte Lokalität gegeben ist, theils durch Benutzung der Sonnenwärme erreicht wird, theils endlich durch die elterlichen Organismen mit ihrer Körpertemperatur unterhalten wird, indem sie mit ihrem Körper die Eier bedecken (Brütung); sie kann auch künstlich ersetzt werden (künstliche Brütung). Die zweite Bedingung der Entwicklung ist der Zutritt von Sauerstoff. Der Verkehr mit der Atmosphäre oder dem gashaltigen Wasser geschieht durch die porösen Eihüllen hindurch, unter welchen bei grösseren Eier ein respirirendes gefässreiches Organ sich entwickelt. Bei den im Uterus der Mutter sich entwickelnden Eiern der Säugethiere tritt dies Organ behufs Athmung und Ernährung mit dem mütterlichen Blute im Diffusionsverkehr.

Die Ausbildung des Eies zum vollkommenen, dem erzeugenden ähnlichen Organismus geschieht nicht immer in ununterbrochener Entwicklung. Bei gewissen Thierklassen, z. B. Insekten, bleibt die Ent-

wicklung auf bestimmten Stufen längere Zeit stehen; das unfertige Thier (Larve) besitzt eine vom fertigen ganz verschiedene Gestalt und zeigt willkürliche Bewegung, Nahrungsaufnahme und Verdauung etc. Selbst Zeugung, freilich meist nur ungeschlechtliche, kommt in solchen Larvenzuständen vor; in diesem Falle nennt man den Vorgang Generationswechsel. Natürlich sind Larven, namentlich im letzteren Falle, wo sie alle Funktionen zeigen, vielfach als besondere Thierarten beschrieben worden, bis der Zusammenhang erkannt wurde.

Im Folgenden können nur die Grundzüge der Entwicklungslehre dargestellt werden; es wird auf die Werke von Kölliker, Hertwig und Kollmann verwiesen.

2. Die Furchung.

Der erste Entwicklungsakt ist die fortschreitende Theilung der Eizelle, welche als Furchung bezeichnet wird. Bei den Säugethieren und Amphibien findet totale Furchung statt, bei Vögeln, Reptilien und Fischen dagegen nur partielle, d. h. es furcht sich nur der das Keimbläschen enthaltende Hauptdotter (p. 619) oder Bildungsdotter. Der Nebendotter betheiligt sich nicht morphologisch, sondern nur durch Abgabe chemischer Bestandtheile am Aufbau des Embryo; man nennt ihn deshalb auch den Nahrungsdotter.

Bei Säugethieren beginnt die Furchung schon wenige Stunden nach dem Kontakt des Samens mit dem Ei, resp. dem Eindringen des Samenfadens in den Dotter, so dass das Ei erst auf einer späteren Entwicklungsstufe in den Uterus gelangt. Sie besteht in einer fortschreitenden Zelltheilung, bei welcher jede kugelige Zelle in zwei Halbkugeln zerfällt. Die Zelltheilung erfolgt nach dem p. 617 angegebenen Modus. Der erste Zellkern ist der in Folge der Befruchtung durch die Konjugation des Ei- und Spermakerns gebildete Furchungskern (p. 631). Die Furchung schreitet schnell vorwärts, und liefert im Falle der totalen Furchung zuletzt eine grosse Menge kleiner, kugeliger, stark lichtbrechender Zellen, welche zusammen ein maulbeerförmiges Aussehen haben. Bei den Amphibien ist die Furchung zwar total, schreitet aber am animalen Pol (p. 619) in engeren Linien vor, so dass hier kleinere Zellen entstehen.

Die Lage der ersten Furchungslinie ist bei den meisten Eiern morphologisch präjudizirt, theils durch nicht centrale Lage des Furchungskerns, theils durch die Austrittsstelle der Richtungskörper (p. 620), theils durch die Lage des Hauptdotters. Beim Froschei ist z. B. der nach oben gerichtete dunkle animale Pol (p. 619) massgebend. Die

beiden ersten Furchungslinien stellen hier zwei zu einander senkrechte, durch den animalen und den gegenüberliegenden vegetativen Pol gehende Meridiane, die dritte den Aequator dar. Ob und inwieweit abnorme Lagen des Eies einen modifizirenden Einfluss auf die Orientirung der ersten Furchungslinie ausüben, ist noch streitig (Pflüger, Born u. A.). Die erste Furchungslinie bestimmt zugleich die Lage der späteren Embryonalaxe (Pflüger, Roux), und zwar fällt das Kopfende in die grössere der beiden ersten Furchungshalbkugeln (Roux).

Die Dauer des Furchungsstadiums der Säugethiere ist nur für einige ungefähr angebbar: Meerschweinchen $3^1/_2$, Kaninchen 4, Katze 7, Hund 11, Mensch, Wiederkäuer und Dickhäuter 10—12, Fuchs 14, Reh über 60 Tage (Reichert).

3. Die Anlage der Keimblätter und des Embryo.

Die Verwendung der durch die Furchung entstandenen Zellen zum Aufbau des Embryo beginnt mit einer Anlagerung des grössten Theils derselben an die Zona zur Bildung einer geschlossenen Membran, der Keimblase. Die durch jene Anlagerung sowie durch die Vergrösserung des Eies gebildete Höhle ist mit Flüssigkeit gefüllt oder enthält bei den Eiern mit Nahrungsdotter den letzteren.

Die Keimblase besteht ursprünglich nur aus einer einzigen Zellschicht: dem äusseren Keimblatt oder Ektoderm; etwas später findet sich unter derselben eine zweite Schicht, zuerst nur im Bereich des Fruchthofes, d. h. der der späteren Embryonalanlage entsprechenden Fläche, dann an der ganzen Fläche der Keimblase: das innere Keimblatt oder Entoderm. Zwischen beiden Keimblättern entsteht, und zwar von der Medianlinie des Fruchthofes aus, ein drittes, mittleres Keimblatt oder Mesoderm, welches immer weiter zwischen Ekto- und Entoderm herumwächst (dies Stadium stellt Fig. 157 dar), so dass endlich ein grosser Theil der Keimblase dreiblättrig ist. Das äussere Keimblatt ist die Anlage des Nervensystems und der Sinnesorgane mit Einschluss der epithelialen Hautbedeckung, das innere die Anlage des Darmepithels und seiner Fortsetzungen, der Darmdrüsenzellen, das mittlere endlich, mit Zuhilfenahme einer besonderen Zelleinwanderung, des Mesenchymkeims (s. unten), die Anlage aller

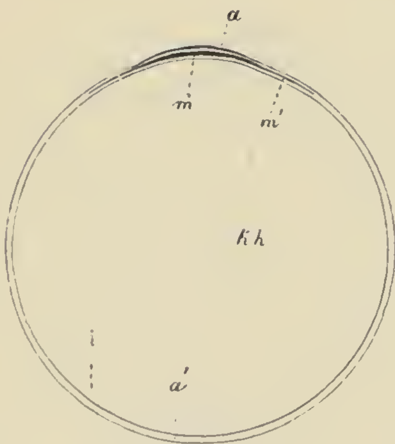


Fig. 157.
Die Zona ist weggelassen. *aa'* Ectoderm; *mm'* Mesoderm; *i* Entoderm; *kh* Hohlraum der Keimblase.

übrigen Organe, besonders des Bindegewebes und der Knochen, der Muskeln, des Gefässsystems und der Geschlechtsorgane, und demgemäss sind die Keimblätter als sensorielles Blatt, Darmdrüsenblatt, und motorisch-germinatives Blatt bezeichnet worden (REMAK). Indess ist, da über manche Punkte der eben angegebenen Abstammung noch Streit besteht, die unverfängliche Bezeichnung Ekto-, Ento- und Mesoderm (KÖLLIKER) vorzuziehen.

Aus den neueren Untersuchungen über die Anlage der Keimblätter mag Folgendes erwähnt werden: Die neuere Entwicklung der Lehre von der natürlichen Züchtung (p. 615) hat zur Aufstellung des Gesetzes geführt (biogenetisches Grundgesetz, HAECKEL), dass die embryonale Entwicklung des Thieres (Ontogenie) denselben Gang wiederholt, den die selektive Entwicklung der Thierform (Phylogenie) genommen hat. Nach dieser Anschauung ist eins der ersten Embryonalstadien die sog. Gastrula, d. h. eine in sich selbst eingestülpte Blase, die also aus zwei am Rande verschmolzenen Keimblättern, einem äusseren und dem ihm anliegenden eingestülpten inneren besteht. Der umschlossene Hohlraum ist die primitive Darmhöhle (Urdarm), der vom Umbiegungsrande gebildete Eingang die primitive Mundöffnung (der Urmund), also eine Form, welche viele niedere Thiere bleibend haben. Dies Gastrula-Stadium ist besonders deutlich beim Amphioxus und bei Amphibien zu erkennen; Fig. 158 stellt die ursprüngliche Keim-

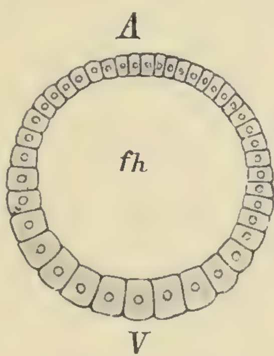


Fig. 158.
Keimblase vom Amphioxus.

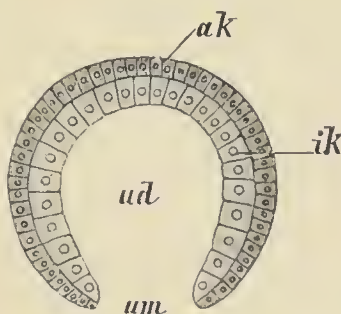


Fig. 159.
Gastrula von Amphioxus.

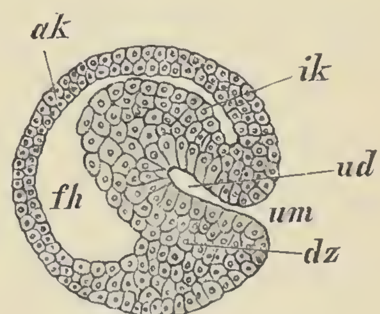


Fig. 160.
Gastrula von Triton.

A, *V* Animaler, vegetativer Pol. *fh* Furchungshöhle, im Gastrulastadium obliterirt. *ak* Aeusseres, *ik* inneres Keimblatt. *dz* Dotterzellen. *ud* Urdarm. *um* Urmund.

blase, Fig. 159 die Gastrula von Amphioxus, Fig. 160 diejenige der Amphibien (Triton) dar. Bei höheren Wirbelthieren ist das Gastrula-Stadium schwerer zu erkennen, und streitig, namentlich weil hier der Urmund auf der animalen Seite liegt und sehr frühzeitig obliterirt. Er wird hier nach der jetzt verbreiteten Ansicht durch die Primitivrinne (s. unten) dargestellt, welche namentlich an ihrem hinteren Ende eine Zeit lang eine Kommunikation mit dem Darmlumen (Can. neurente-

ricus) erkennen lässt. Bei den Säugethieren bildet ferner das am Urmund eingestülpte Entoderm nicht von Anfang an einen geschlossenen Blindsack, sondern hat einen freien Rand, mit welchem es an der Innenfläche des Ektoderms bis zur völligen Auskleidung desselben hinwächst. — Am unklarsten ist die Entstehung des Mesoderms. Bei Amphioxus bildet das Entoderm eine mediane und zwei zwischen Ento- und Ektoderm hineinwachsende laterale Ausstülpungen (vgl. Fig. 161).

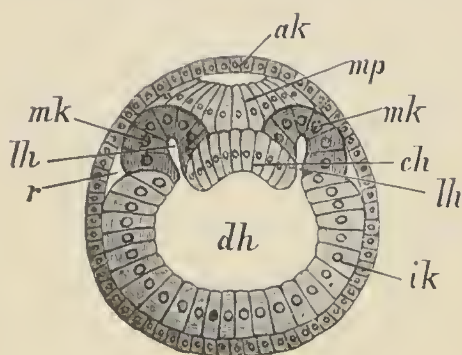


Fig. 161.

Querschnitt durch einen Amphioxus-Embryo.

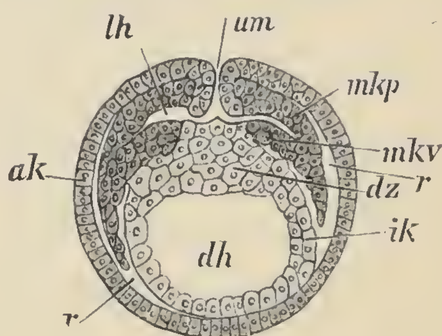


Fig. 162.

Querschnitt durch einen Triton-Embryo.

ak, *ik* Aeusseres, inneres Keimblatt. *mk* Mittleres Keimblatt. *mkp* Parietales, *mkv* viscerales Blatt desselben. *lh* Anlage der Leibeshöhle (bei höheren Thieren anfangs ohne Lumen). *ch* Chorda-Anlage. *dh* Darmhöhle. *dz* Dotterzellen. *mp* Medullarplatte. *um* Urmund. *r* Räume, in welche der Mesenchymkeim hineinwächst, die Leibes- und Darmwand bildend.

Die mediane Ausstülpung bildet die Chorda dorsalis. Die lateralen Ausstülpungen, das Mesoderm, stellen die epitheliale Auskleidung der Leibeshöhle (also auch die späteren Geschlechtszellen, vgl. unten sub 5d) dar. Aehnlich ist das Verhalten bei Amphibien (Fig. 162). Bei den höheren Wirbelthieren wachsen anstatt hohler Säcke zwei solide Zellenmassen hervor, in denen sekundär die Leibeshöhle sich bildet.

Während die älteren Forscher alle Embryonalzellen, welche zwischen Ekto- und Entoderm sich finden, als mittleres Keimblatt zusammenfassten und für sie alle eine einheitliche Entstehung annahmen, ist in neuerer Zeit vielfach ein doppelter Ursprung für dieselben behauptet worden. Die Quelle der sämmtlichen Bindesubstanzen, des Blutes und der Gefässendothelien sollte ein ausserhalb der Embryonalanlage gelegener Parablast (Nebenkeim) sein; die archiblastische Anlage des Mesoderms sollte im Embryonalkörper durch Abspaltung von den primären Keimblättern entstehen (His u. A.). Nach einer anderen Annahme ist von den echten Keimblättern, welche aus einer Faltung der Keimblasenwand (p. 639) hervorgehen und epitheliale Lamellen darstellen, ein Mesenchym oder Zwischenblatt zu unterscheiden, welches dadurch entsteht, dass an bestimmten Stellen Zellen aus dem epithelialen Verbande der Keimblätter ausscheiden und als Wanderzellen in die Spalträume zwischen den Keimblättern eindringen und sich daselbst ausbreiten.

Das Mesenchym bildet den Keim für die Stützsubstanzen und das Blut (Hertwig u. A.). Näheres hierüber s. unter 4.

Die ventrale Fläche der Keimanlage verhält sich beim Hühnchen negativ elektrisch gegen die dorsale, wahrscheinlich wegen der sekretorischen Eigenschaften des Entoderms (Hermann mit v. Gendre und Bloch; vgl. p. 145 f.).

4. Die Anlage der wichtigsten Organe bei höheren Wirbelthieren.

a. Die allgemeine Körperform.

Während bei Amphioxus und den Amphibien das ganze Ei sich in den Embryo verwandelt, wozu es sich nur in die Länge zu ziehen und den in der ventralen Darmwand angehäuften Dotter allmählich zu verzehren hat, stellt der bleibende Embryo der übrigen Wirbelthiere nur einen Theil des Eies dar, indem der durch die schon besprochenen Vorgänge verdickte Theil der Keimblasenwand sich vom Reste in Gestalt eines länglichen Rohres abschnürt. Der hierdurch abgeschnürte Theil der Urdarmhöhle wird bleibendes Darmlumen (der Darm ist anfangs gradgestreckt, und an beiden Enden geschlossen); die Wand desselben ist die Darm- und Leibeswand des Embryo; zwischen beiden entsteht eine von dem bereits angelegten Leibeshöhlenepithel (s. oben) ausgekleidete Spalte, die Anlage der Leibeshöhle (Pleuroperitonealhöhle). Der abgeschnürte Rest der Keimblase heisst Nabelblase oder Dottersack, und die sich röhrenförmig ausziehende Kommunikation derselben mit dem Darm, so lange sie noch offen ist, Nabelgang oder Dottergang (Ductus omphalo-intestinalis oder omphalo-entericus).

b. Das Medullarrohr.

Der mittlere, dem Fruchthofe entsprechende Theil des Ektoderms, zu beiden Seiten der Medianlinie der Embryonalanlage, verdickt sich und bildet die Medullarplatte, welche eine anfangs seichte Einfurchung, die Medullar- oder Rückenfurche (*r f* Fig. 163) besitzt. Diese Rinne wird immer tiefer, indem beide symmetrische Hälften der Medullarplatte, die Rückenwülste (*r w*), sich gegen einander zusammenbiegen, den dünneren Theil des Ektoderms, das sog. Hornblatt (*h* Fig. 164, 165), mit sich nehmend. Endlich vereinigen sich die Ränder der Rinne, so dass die Medullarplatte, vom Hornblatt sich abschnürend, zu einem Medullarrohr (*m r* Fig. 164, *m* Fig. 165) wird. Dasselbe ist die Anlage von Rückenmark und Gehirn, sein Lumen der Centralkanal mit den Hirnventrikeln. Das vordere Ende (Gehirn) schwillt bald blasenförmig an (Fig. 165).

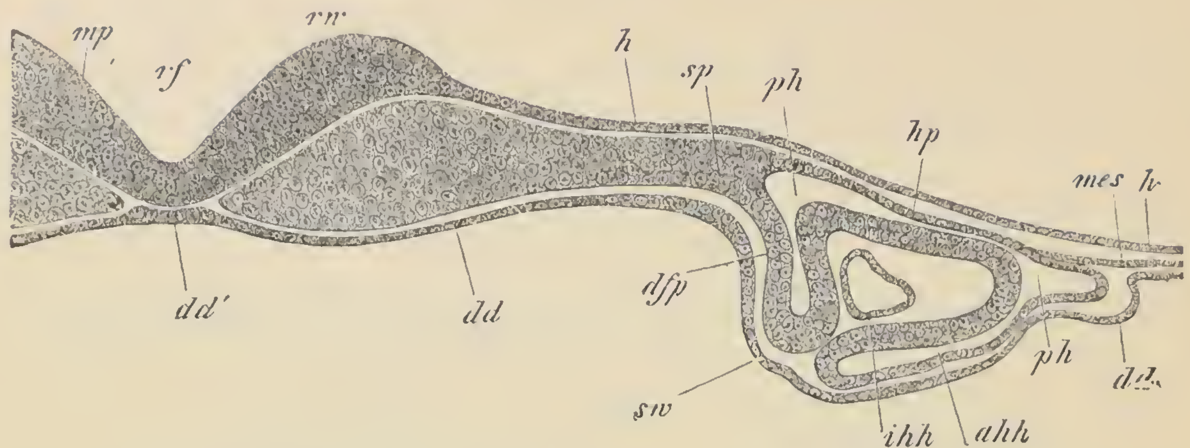


Fig. 163.

Querschnitt durch den vorderen Theil eines Kaninchen-Embryo vom 9. Tage, nach Kölliker. *mp* Medullarplatte. *rf* Rückenfurche. *rw* Rückenwulst. *h* Hornblatt. *sp* (Seitenplatte) und *mes* ungespaltene Theile des Mesoderms, *ph* Spalthöhle desselben, oder Parietalhöhle. *hp* Hautplatte. *dfp* Darmfaserplatte, *ahh* derjenige Theil derselben, welcher die äussere Herzhaut (Herzwand) bildet, *ihh* innere Herzhaut. *dd* Entoderm. *sw* Seitenwand des noch nicht abgeschnürten Vorderdarms, oder Pharynx.

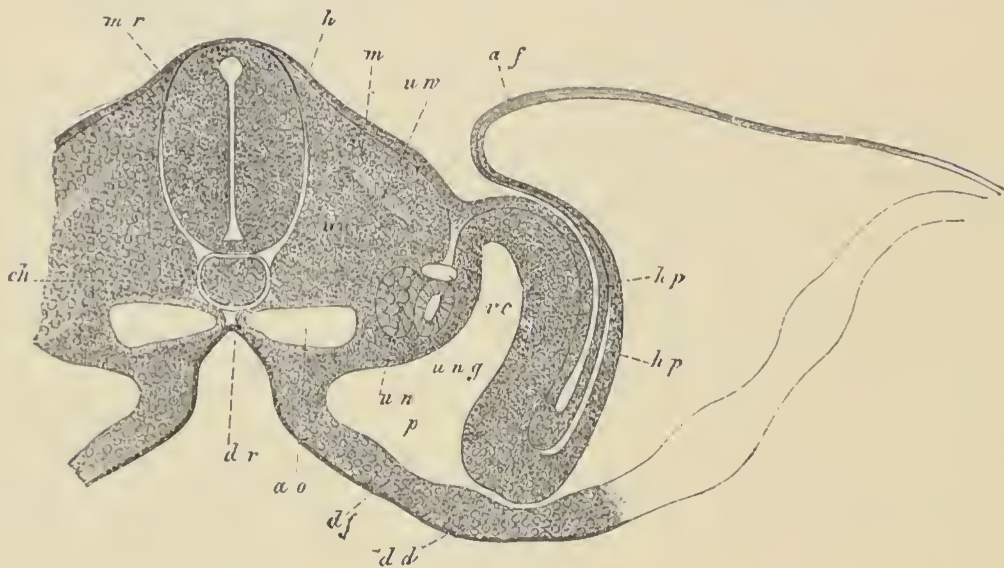


Fig. 164.

Querschnitt eines Hühner-Embryo des 3. Brütungstages, nach Kölliker. *mr* Medullarrohr. *h* Hornblatt. *uw* Urwirbelplatte. *un* Urniere. *ung* Urnierengang. *ch* Chorda. *hp* Hautplatte. *df* Darmfaserplatte: der Uebergang zwischen beiden in der Gegend der Aorta *ao* und der Urniere ist die Mittelplatte. *p* Peritonealhöhle. *af* Amnionfalte. *dr* Darmrinne. *dd* Entoderm. *vc* Vena cardinalis.

c. Das Wirbelsystem.

Im Mesoderm liegt unter der Medullarfurche der schon p. 640 erwähnte mediane epitheliale Faden, die Wirbelsaite, Chorda dorsalis (*ch* Fig. 164). Zu beiden Seiten derselben zeigen sich zwei längsverlaufende Platten, die Ursegmentplatten, welche im Bereich des Rumpfes in eine Anzahl von Ursegmenten (fälschlich Urwirbel genannt) zerfallen. Der Rest des mittleren Keimblatts, soweit er dem Fruchthof angehört, bildet die Seitenplatten.

Die Ursegmente stellen die ersten Segmentalorgane des Wirbelthierkörpers dar; auch die Rumpfmuskulatur, welche aus dem an Chorda und Medullarrohr angrenzenden Bezirk der Ursegmente hervorgeht, bewahrt diese metamere (segmentale) Anordnung. In dem Rest der

Ursegmente tritt eine Zellauflockerung auf, die Zellen verlieren ihren epithelialen Charakter, werden zu Mesenchymzellen. Sie bilden eine Hülle um die Chorda herum, wachsen zu beiden Seiten des Medullarrohres, zwischen diesem und dem Hornblatt, als Membrana reuniens posterior (Remak) empor und vollenden die Abschnürung des Medullarrohres (Fig. 164 und 165). In der so gebildeten häutigen Wirbelsäule differenziren sich knorpelige Wirbelkörper und Wirbelbögen, zwischen welchen die häutige Wirbelsäule als Zwischenwirbelbänder persistirt. Die knorpeligen Wirbel und ebenso die später aus diesen hervorgehenden knöchernen Wirbel entsprechen in ihrer Lagerung nicht den Ursegmenten, sondern alterniren mit denselben. Die Rippen entstehen als selbstständige Verknorpelungen unabhängig von der Wirbelsäule in den Gewebsstreifen zwischen den segmentalen Rumpfmuskeln.

d. Die Darm- und Rumpfwand.

In den Seitenplatten geschieht die bereits p. 641 erwähnte Spaltung des Mesoderms in zwei Platten, eine innere, Darmfaserplatte *df* (Fig. 164) und eine äussere, Hautplatte *hp*. Die Spalte bildet die Pleuroperitonealhöhle, die inneren, ungespaltenen, allmählich in der Medianlinie auf der Bauchseite der Wirbelsäule zusammenrückenden Ränder der Seitenplatten bilden die Mittelplatten, die Anlage des Mesenterium und der foetalen Harn- und Geschlechtsorgane. Die letzteren entstehen als eine strangförmige Verdickung der Mittelplatten, welche später hohl wird, nach Anderen als eine Ausstülpung der Pleuroperitonealhöhle: der Wolff'sche Kanal oder Urnierengang (*ung*); über dessen weitere Entwicklung s. unten. Am Vorderdarm oder Schlund nähern sich die Mittelplatten weniger, so dass derselbe in ganzer Breite, ohne Mesenterium, mit der Wirbelsäule in Verbindung bleibt (*ph*, Fig. 165).

Durch die Nabelabschnürung (p. 641) schliesst sich allmählich die doppelte Platte zu einem koncentrisch doppelten Rohr, innen Darmrohr, aussen Leibesrohr; die Innenseite des Darmrohrs ist vom Entoderm ausgekleidet, welches die Anlage des Darmepithels bildet. Die Nabelabschnürung schreitet am Kopfe schneller vor, als an den Seiten und am Schwanz, so dass das Embryonalrohr eine Zeit lang pantoffel- oder schuhförmig aussieht (vgl. Fig. 166); der vordere, zuerst abgeschnürte Darmtheil heisst auch Fovea cardiaca, wegen der Nähe des Herzens (s. unten). Kopf- und Schwanzende des Embryo sind stark gegen die Bauchseite gekrümmt.

Am Kopfende des Darmes entsteht die Mundöffnung, indem

das Ektoderm eine Einbuchtung bildet, welche gegen das Entoderm durchbricht. Der hintere Darmtheil, welcher Kloake heisst, weil er zugleich die Mündung der fötalen Harnorgane enthält, bleibt dagegen noch lange geschlossen (vgl. 5 c).

e. Das Gefässsystem.

Schon frühzeitig findet man um den birn- oder biskuitförmigen Fruchthof herum einen grösseren rundbegrenzten Bezirk der Keimblase mit einem Gefässnetz erfüllt, den Gefässhof (Area vasculosa); derselbe erstreckt sich soweit wie das Mesoderm (p. 638). Der gefässlose Rest der Keimblase heisst Dotterhof (Area vitellina).

Die Bildung der Gefässe sammt ihrem Blutinhalt (vgl. p. 216) beginnt ausserhalb des Embryo, in der Area vasculosa; die Herkunft der betr. Zellen ist noch zweifelhaft. Die Gefässe des Embryo selbst, oder wenigstens deren Endothelanlage, entstehen erst sekundär durch Hineinsprossen von Fortsätzen aus dem Gefässhof (His, Kölliker); jedoch nehmen Neuere (Rückert, Ziegler u. A.) eine selbstständige Gefässbildung im Embryonalkörper an.

Das Herz entsteht (Kölliker) aus zwei symmetrischen Anlagen in der Gegend der Fovea cardiaca, indem hier jederseits die Darmfaserplatte (*dfp*, Fig. 163, 165) eine longitudinale Falte (*ahh*) um ein vom

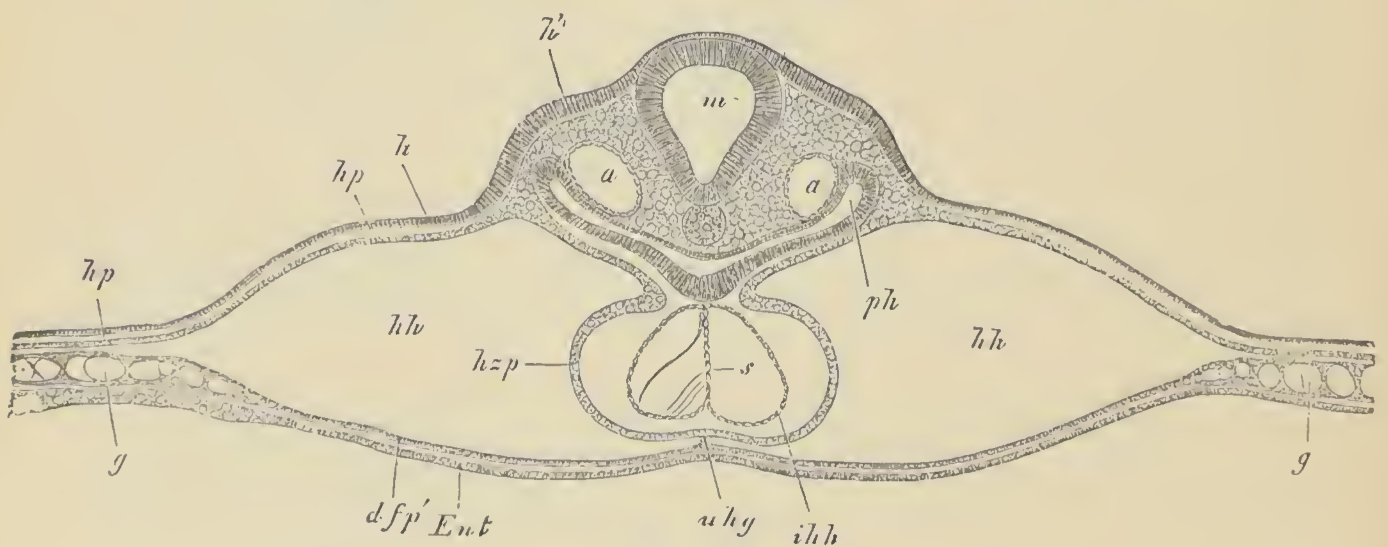


Fig. 165.

Querschnitt durch die Herzgegend eines Hühner-Embryo von ca. 40 Stunden, nach Kölliker. Die beiden Herzanlagen sind hier durch Zusammenrücken, und Abschnürung des Pharynx, schon vereinigt und an die Bauchseite gerückt. *m* Medullarrohr. *h* Hornblatt. *ph* Pharynx. *ao* Aorten. *hp* Hautplatte. *hzp* Herzplatte. *ihh* Innere Herzhaut mit noch vorhandenem Septum *s*. *dfp* Darmfaserplatte. *uhg* Sog. unteres Herzgekröse. *hh* Vorderer Theil der Parietalhöhle. *g* Gefässe der Area vasculosa. *Ent* Entoderm (von dem ein Theil mit dem Pharynx abgeschnürt ist).

Gefässhof hineingewachsenes Endothelrohr (*ihh*) herum bildet; die Konvexität dieser Falte liegt in der Parietalhöhle (*ph*). Es entsteht so im Embryo jederseits ein longitudinales Gefässrohr in der Gegend des Mesenterium; dasselbe heisst längs der Wirbelsäule Aorta (*ao*, Fig. 164),

der vordere Theil aber, welcher durch die Abschnürung der Fovea cardiaca an die Unterseite des Schlundes gelangt, bildet eine Hälfte des Herzens, und beide Hälften vereinigen sich, indem beide Parietalhöhlen hier (in ihrem ventralwärts umgebogenen Theile) gegen einander vorrücken (vgl. Fig. 165), zu einem einzigen Schlauche; auch die beiden Aorten vereinigen sich zu einer einzigen Aorta descendens; über die Aortenbögen s. unten sub g und 5 c.

Ueber die Kommunikation zwischen Herz und Area vasculosa ist Folgendes zu bemerken. Seitlich entspringt von den Aorten eine Reihe von vertikal abtretenden Arterien, welche auf der Darmfaserplatte nach den Seiten verlaufen, die Abschnürungsfalte überschreiten und auf die Area vasculosa übergehen, mit deren arteriellem Netz kommunizirend; diese Arterien heissen Arteriae omphalo-mesentericae (*ao*, Fig. 166). Aus dem hinteren Herzende *C* entspringen mit einem kurzen gemeinsamen Stamm zwei Venenstämme, welche die nahe Abschnürungsfalte überschreitend sich ebenfalls auf der Area vasculosa verzweigen, die Venae omphalo-mesentericae (*vo*). Beider Verzweigungen kommuniziren durch ein kreisförmig die Area vasculosa begrenzendes Gefäss, den Sinus terminalis (*st*). Die Gefässausbreitung der Area dient höchstwahrscheinlich zur ersten Athmung, sowie zur Ernährung des Embryo mittels der in der Keimblase befindlichen Stoffe; sie schwindet um so früher, je weniger bedeutend der Inhalt der Keimblase für die Ernährung ist (p. 636), und wird später durch die ähnlichen Zwecken dienende Allantois ersetzt. Das Herz beginnt sofort mit seinem Entstehen rhythmisch zu pulsiren, so dass in den neu entstandenen Gefässen die Blutkörperchen sofort eine freilich unregelmässige Wanderung antreten.

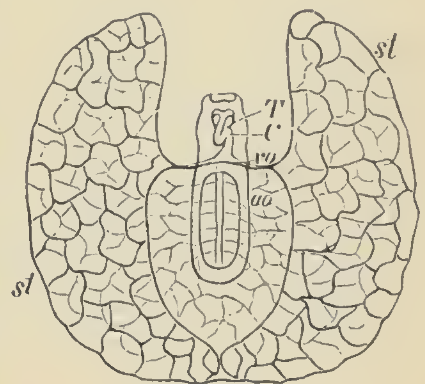


Fig. 166.
Gefässe der Area vasculosa.

f. Das Amnion, Chorion, die Allantois und die Placenta.

Indem der Embryo sich vergrössert, sinkt er in die Keimblase gleichsam ein, wobei der ausserembryonale Theil der Rumpfplatte von allen Seiten dorsalwärts über den Embryo sich in Form einer Falte umbiegt, und schliesslich über demselben, vom Reste der Keimblasenwand sich abschnürend, zusammenwächst (vgl. Fig. 164, 167, 168). Der Embryo liegt nunmehr in einer häutigen, von einem entsprechenden Theile des Ektoderms ausgekleideten Scheide, der Schafhaut oder

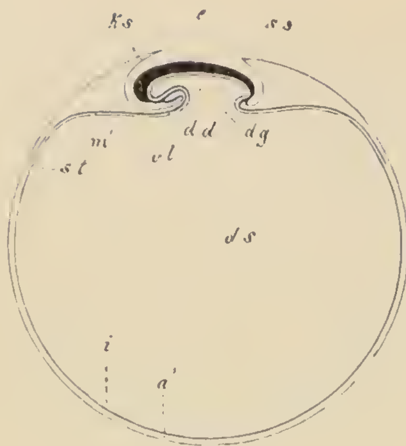


Fig. 167.

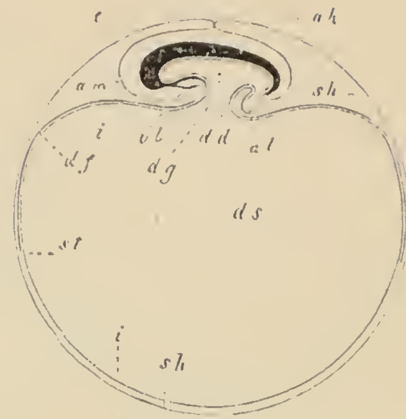


Fig. 168.

Längsschnitte durch das Ei nach Kölliker (Zona und Ektoderm weggelassen). *e* Embryo, in Abschnürung begriffen. *dd*, *i* Entoderm. *ds* Dottersack. *dg* Dottergang. *vl* Vordere Leibeswand (Hautplatte), in die Kopfscheide *ks* des Amnion *am* umbiegend. *ss* Schwanzscheide des Amnion, *ah* Höhle desselben. *m'* Darmfaserplatte des Mesoderms, peripherischer Theil, bis zum Sinus terminalis *st* reichend. *sh* peripherischer Theil der Hautplatte, vom Amnion sich abschnürend, die sog. seröse Hülle (später Chorion). *al* Allantois, beginnend.

dem Amnion, welche am Nabel in die Haut des Embryo übergeht; dieser Theil, der sog. Stiel des Amnion, zieht sich später zu einem langen Rohre, der Scheide des Nabelstranges, aus (*as*, Fig. 156 und 170). Das Amnion ist mit einer serösen Flüssigkeit erfüllt, von welcher der Embryo demnach allseitig umgeben ist; sie enthält ausser den gewöhnlichen Transsudatbestandtheilen stickstoffhaltige Stoffwechselprodukte, welche von Haut und Nieren herstammen.

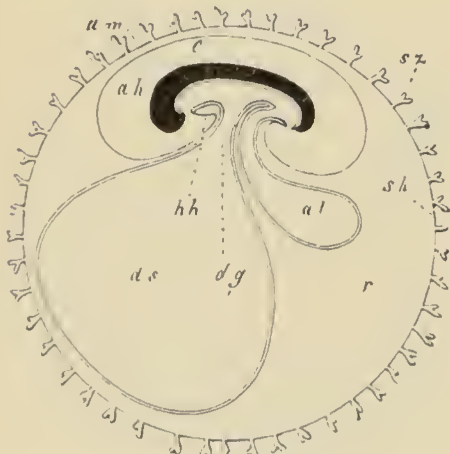


Fig. 169.

sz Chorionzotten. *hh* Herzhöhle. *r* Raum zwischen Amnion und seröser Hülle *sh*, der Deutlichkeit halber zu gross gezeichnet. Uebrige Buchstaben wie Fig. 168.

Nach Abschnürung vom Amnion bildet der Rest des peripherischen Theils des Hautblattes mit dem ihn bekleidenden ektodermalen Epithel (in Fig. 167 u. ff. nicht berücksichtigt) die sog. seröse Hülle (*sh*, Fig. 168, 169). Dieselbe tritt an die Stelle der zu dieser Zeit verschwindenden ursprünglichen Eihaut, der Zona. Bald wächst sie an ihrer ganzen Oberfläche zu hohlen Zöttchen aus (*sz*, Fig. 169), und heisst von da ab Chorion.

Beim Menschen, Affen und manchen Nagern erfolgt die Abschnürung des Amnion von der serösen Hülle am hinteren Körperende nicht vollständig, so dass eine solide Verbindung zwischen letzterem und dem Chorion bestehen bleibt, der Bauchstiel; derselbe ist die Anlage des späteren Nabelstranges, und seine Insertionsstelle am Chorion wird zum Chorion frondosum und zur Placenta.

Am hinteren Ende des Embryo bildet sich eine Ausstülpung der Kloake (p. 644), welche mit derselben in Kommunikation bleibt. Der mit Flüssigkeit erfüllte Sack, der Harnsack oder die Allantois, wächst mit seiner Konvexität alsbald durch den Hautnabel hindurch heraus, und zwar bei Vögeln und den meisten Säugern (vgl. Fig. 168, 169) in den ausserembryonalen Theil der Leibeshöhle, d. h. in den Raum zwischen Amnion und Nabelblase, bis er endlich das Chorion erreicht. Beim Menschen dagegen und den Thieren mit Bauchstiel (p. 646) wächst das äussere Allantoisrohr in den Bauchstiel hinein bis zum Chorion, ohne einen Sack zu bilden. Der im Leibe des Embryo gelegene Theil der Allantois heisst Urachus (Harngang, Allantoisstiel). Aus dem mittleren Theil des Urachus entwickelt sich die Harnblase, der von dieser zum Nabel ziehende Rest obliterirt später zum Ligamentum vesicae medium. Der äussere Theil der Allantois gewinnt seine Bedeutung durch seine Gefässe, 2 Arterien und 1 Vene. Die ersteren, welche von den Aortenenden entspringen, heissen Arteriae umbilicales; sie führen zu einem stark entwickelten Kapillarsystem, dessen Schlingen in sämmtliche Chorionzotten (s. oben) hineinwuchern (vgl. Fig. 170). Jedoch erhält sich nur ein Theil dieser Vaskularisation, nämlich an der Stelle, an welcher das Ei der Uteruswand anliegt; dieser Theil, dessen Zotten stark wuchern, heisst Chorion frondosum, der Rest, dessen Zotten schwinden, Chorion laeve. Die Venen der Allantois vereinigen sich zu der unpaarigen Vena umbilicalis, welche, wieder in den Embryo eintretend, sich mit der V. omphalo-mesenterica verbindet und mit den Lebergefässen kommunizirt; einen Ast sendet sie direkt zur Vena cava inferior (Ductus venosus Arantii). Die stark entwickelten, die Gefässe der Allantois tragenden Chorionzotten wachsen innig in die Uterinschleimhaut hinein, in welcher sie frei in die weiten Blutgefässräume (wahrscheinlich sehr erweiterte Kapillaren) hineinhängen. Diese ganze theils uterine theils foetale Bildung heisst zusammen Placenta (vgl. p. 632); sie vermittelt

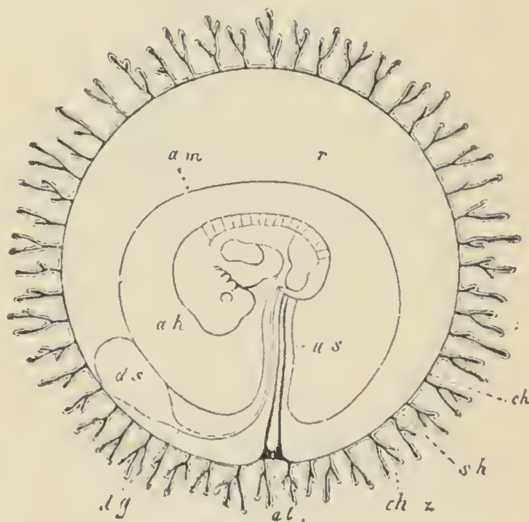


Fig. 170.

Längsansicht des Embryo im Ei. *ch, z* Chorion mit seinen Zotten, in welche die Gefässe der im Uebrigen stark reduzirten Allantois *al* hineingewachsen sind. *as* Röhrenförmiger Stiel des Amnion. Das Uebrige wie in Fig. 169.

einen Diffusionsverkehr zwischen foetalem und mütterlichem Blute behufs der Athmung und Ernährung (beide Blutarten strömen in entgegengesetzter Richtung an einander vorbei, was die Diffusion fördern muss; Tafani); das Blut der Nabelvene ist daher heller als das der Nabelarterien, ganz wie später sich Lungenarterien- und Lungenvenenblut verhalten. Der Uebergang von Stoffen aus dem mütterlichen in das foetale Blut, und aus letzterem in das Amnionwasser ist durch zahlreiche Versuche nachgewiesen.

Der Dottersack mit der Area vasculosa verliert jetzt seine Bedeutung und schrumpft sammt ihren Gefässen und dem Dottergang zu einem dünnen Gebilde zusammen, dessen Endbläschen sich am Amnion nahe der Placenta findet (*ds*, Fig. 156 und 170).

Der Nabelstrang besteht ursprünglich aus dem von dem Amnionstiel (s. oben) umhüllten Dottergang und dem strangförmigen Theil der Allantois, von dem aber bald nur die Umbilikalgefässe übrig sind; diese bleiben, in ein schleimiges Bindegewebe (Wharton'sche Sulze) eingebettet, welches vom Bauchstiel (p. 646) abstammt. Der Strang sammt Amnionhülle zieht sich sehr lang aus.

Gewisse niedere Säugethiere (Marsupialien, Monotremen) haben keine Placenta, sondern das Ei liegt frei im Uterus. Ferner giebt es zahlreiche Säugethiere, deren Chorionzotten in sich entwickelnden Gruben der Uterinschleimhaut stecken und bei der Geburt ohne Blutung sich herausziehen; diese Verbindungen sind entweder diffus über einen grossen Theil oder das ganze Ei vertheilt (Dickhäuter, Einhufer u. A.), oder in Gruppen (Kotyledonen) angeordnet, welche bestimmten persistirenden Placentarstellen (Karunkeln) des Uterus entsprechen (Wiederkäuer). Bei vielen Säugethieren und beim Menschen ist endlich die Verbindung der Placenta foetalis und uterina so untrennbar, dass letztere bei der Geburt sich unter Blutung vom Uterus mit ablöst (Mammalia deciduata). Jedoch ist die Placenta nicht immer wie beim Menschen scheibenförmig, sondern geht bei manchen Säugern gürtelförmig um die Mitte des Eies herum und hat dann auch in dem röhrenförmigen Uterus eine gürtelförmige Anheftung (z. B. beim Hunde).

g. Die Kiemenspalten, Extremitäten etc.

Unterhalb des nach vorn umgebogenen Vorderhirns und der Mundöffnung bricht die Schlundhöhle an jeder Seite in Gestalt von 4 parallelen Spalten, den Kiemenspalten, nach aussen durch die Leibeswand durch; zwischen diesen Spalten liegen die Kiemen- oder Schlund- oder Visceralbögen (vgl. unten Fig. 175), in denen je ein Schlundbogengefäss verläuft; diese Gefässe bilden jederseits die Verbindung zwischen dem ventral gelegenen Truncus arteriosus und den dorsal gelegenen primitiven Aorten (vgl. p. 645).

Die Extremitäten entstehen als solide Auswüchse der ventralen

Leibeswand, welche sich später gliedern und geweblich differenziren. Die Schwanzbildung als Ende der Wirbelsäule ist auch beim menschlichen Embryo als anfangs freier Fortsatz vorhanden (Fig. 175).

5. Spezielle Ausbildung der einzelnen Organe.

Von der speziellen Entwicklung der Organe können hier nur die Grundzüge kurz angegeben werden. Besonders die histologische Entwicklung wird hier gänzlich übergangen.

a. Das Nervensystem und die Sinnesorgane.

Das Medullarrohr, dessen Lumen sich durch Wandverdickung immer mehr verengt, zeigt schon sehr früh an dem blasigen Hirnende zwei Querfurchen, wodurch drei Hirnblasen entstehen. Dieselben werden als Vorder-, Mittel- und Hinterhirn bezeichnet. Das Vorderhirn bildet nach den Seiten einen blasigen, später gestielten Auswuchs, die primäre Augenblase; ferner wächst es nach vorn in Gestalt einer Blase aus, welche sich später median theilt und als sekundäres Vorderhirn bezeichnet wird; der Rest des ursprünglichen Vorderhirns heisst nunmehr Zwischenhirn (vgl. Fig. 171). Auch das Hinterhirn gliedert sich in zwei Abtheilungen: die vordere heisst sekundäres Hinterhirn, die hintere Nachhirn. Die sekundären Vorderhirnblasen, welche beim Menschen alle übrigen überwachsen, bilden die Grosshirnhemisphären mit den Riechlappen, dem Balken etc., ihre Höhlungen die Seitenventrikel. Das Zwischenhirn bildet basal das Tuber cinereum, den Trichter und das Chiasma, lateral die Thalami, dorsal die hintere Kommissur und die Zirbel (p. 443); seine Höhlung ist der sog. dritte Ventrikel, welcher durch die Foramina Monroi mit den Seitenventrikeln kommunizirt. Die Mittelhirnhöhle ist der Aquaeductus Sylvii, seine dorsale Wand die Vierhügel. Die Höhle des Hinterhirns ist der vierte Ventrikel; die Wand ist am sekundären Hinterhirn: basal Brücke, dorsal Kleinhirn; am Nachhirn: basal Kopfmark, dorsal die sog. Deckmembran. Der Rest des Medullarrohrs ist das Rückenmark mit dem Centralkanal.

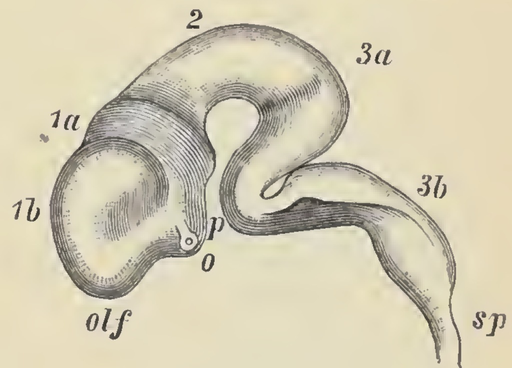


Fig. 171.
Gehirn eines 7 Wochen alten menschlichen Embryo nach Mihalkowics.
1a Primäres Vorderhirn oder Zwischenhirn. *o* Sehnerv. *1b* Sekundäres Vorderhirn (Grosshirnhemisphäre mit dem Riechlappen *olf*). 2 Mittelhirn und Scheitelbeuge. *3a* Sekundäres Hinterhirn (Kleinhirn). *p* Brücke u. Brückenbeuge. *3b* Nachhirn (Kopfmark). *sp* Rückenmark.

Durch ungleichmässiges Längenwachsthum nimmt das Gehirn eine

S-förmige Krümmung an, indem eine dorsale Umknickung am Mittelhirn, die Scheitelbeuge, und eine basale am sekundären Hinterhirn, die Brückenbeuge, entsteht (vgl. Fig. 171).

Von den peripherischen Nerven sprossen die motorischen aus dem Centralnervensystem hervor, und wachsen in das Mesoderm hinein, welches seinerseits die bindegewebigen Scheiden, vielleicht auch die Markscheiden, liefert. Die sensiblen Nervenfasern entstehen durch Auswachsen der Spinalganglienzellen sowohl nach dem Centrum wie nach der Peripherie (p. 403 f.); die Spinalganglien selbst sprossen sehr frühzeitig als „Ganglienleiste", welche sich später segmentirt, aus der dorsalen Fuge des Medullarrohres hervor. Die sympathischen Ganglien sind ventrale Sprossen der Spinalganglien, welche in die Tiefe wandern und Fasern aussenden.

Von der Entstehung des Auges ist folgendes das Wichtigste. In die primäre Augenblase (p. 649) stülpt sich von der lateralen Seite her eine blasige Ausbuchtung des Ektoderms hinein, welche sich völlig abschnürt (vgl. Fig. 172 und 173), die Anlage der Linse. Von unten her stülpt

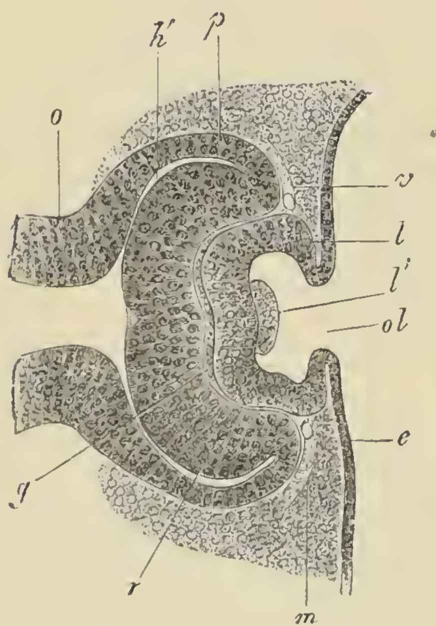


Fig. 172.

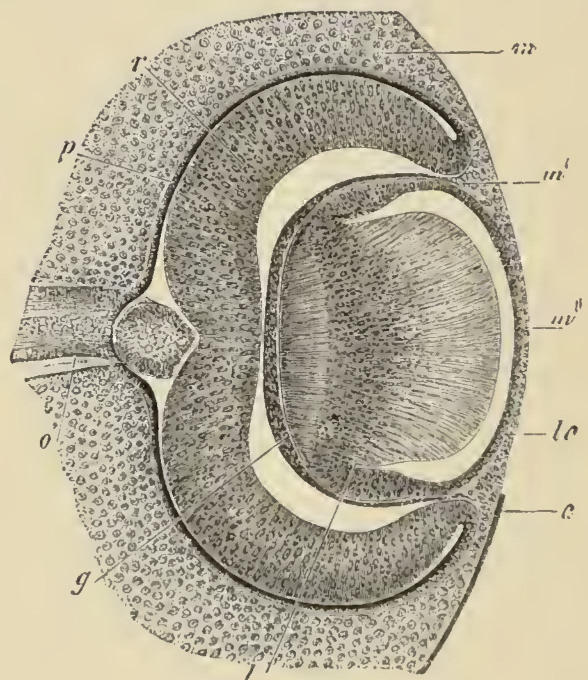


Fig. 173.

Zwei Horizontalschnitte durch das Auge des Kaninchen-Embryo vom 12. und vom 14. Tage. *o* Stiel der Augenblase, Opticus. *p* Hintere Lamelle derselben, in Fig. 173 schon zur Pigmentschicht entwickelt. *r* Vordere Lamelle oder Retina. *h'* Höhlung zwischen beiden Lamellen. *m* Mesodermhülle des Auges. *m'* Uebergang derselben in die als Glaskörperanlage *g* eingestülpte Partie. *m''* Anlage der Pupillarhaut und Kornea. *l* Linseneinstülpung des Ektoderms *e* (letzteres in Fig. 173 nicht vollständig erhalten). *le* Vorderer dünner Theil der Linsenblase oder Epithel der Linsenkapsel. *l* Warzenförmige Anlage in der Linseneinstülpung.

sich Bindegewebe in die primäre Augenblase ein und bildet die Anlage der Membrana pupillaris, der Iris und des Glaskörpers. Unter dem Einfluss dieser Einstülpungen findet zugleich eine Zurückstülpung der

primären Augenblase in sich selbst statt, wodurch dieselbe in die sog. sekundäre Augenblase umgewandelt wird. Dieser Vorgang (den man sich an einem dünnwandigen Kautschukballon, an den ein weiter Kautschukschlauch angefügt ist, veranschaulichen kann) ist folgender: Die Blase stülpt sich sammt ihrem Stiele von unten und von der Seite in sich selber ein, und schliesst sich dann unten, wiederum sammt dem Stiele, in sich selber zusammen, so dass sie, indem die unten entstandene Fuge verwächst, einen lateralwärts offenen Becher, und der Stiel ein doppeltes Rohr darstellt. Die innere Lamelle des Bechers wird zur Netzhaut mit Ausschluss des Pigmentepithels, und hängt mit dem inneren Rohr des Stieles zusammen; diese Theile sind die ursprünglich untere Hälfte der primären Augenblase und ihres Stieles; die äussere Lamelle der primären Augenblase wird dagegen zum Pigmentepithel. Der Stiel, dessen Lumen bald verschwindet, ist die Anlage des Sehnerven, in welchem jedoch die eigentlichen Opticusfasern erst später, anscheinend von den Ganglienzellen der Netzhaut hineinwachsend, auftreten. Chorioidea, Sklera und Kornea entstehen aus dem das Auge allseitig umgebenden Bindegewebe.

Von der Entstehung des Ohres kann hier nur erwähnt werden, dass auch hier eine sich abschnürende Einstülpung des Ektoderms die erste Anlage des Labyrinths darstellt, welcher der Acusticus als ein Auswuchs der hinteren Hirnblase entgegenwächst. Vgl. auch unten p. 657.

Das Geruchsorgan entsteht ebenfalls durch eine Einstülpung des Ektoderms, welche sich jedoch nicht abschnürt. Die Bulbi olfactorii entstehen als blasige Auswüchse der vorderen Hirnblase.

Ueber die Entwicklung der äusseren Apparate an den Sinnesorganen (Augenhöhlen, Gehörknöchelchen etc.) s. unten sub c.

b. Der Darm, die anliegenden Drüsen und die Lungen.

Der Darmkanal bildet zuerst eine einfache Röhre. In ihr bildet sich in der Lebergegend eine bauchige Erweiterung, die Anlage des Magens (*e*, Fig. 175), welcher später durch Drehung seine bleibende Querlage einnimmt und dadurch einen Fundus und die beiden Kurvaturen erhält. Durch Verlängerung des Darmrohrs und gleichzeitige Verlängerung des Mesenteriums bilden sich dann die Dünndarmschlingen und die Dickdarmkrümmungen. Das im Embryo liegende Stück des Ductus omph.-mesent. reisst am Nabel ab und bildet einen rudimentären Anhang des unteren Ileumtheiles (Diverticulum ilei).

Ueber die Ausbildung der Mund- und Rachenhöhle s. unten sub c.

Die in den Darm mündenden mikro- und makroskopischen Drüsen

entstehen sämmtlich durch Ausstülpungen des Entoderms oder Darmepithels in die Darmfaserplatte hinein, wodurch die zellige Anlage der Drüsen gebildet wird, während das Mesoderm die bindegewebige und gefässhaltige Umhüllung liefert. Geht die Ausstülpung so weit, das auch die Darmfaserplatte selbst vorgestülpt wird, wie bei allen grösseren Drüsen, so muss die ausgestülpte Darmwand offenbar in die Pleuroperitonealhöhle hineinwuchern, in welcher in der That alle in den Darm mündenden Drüsen (vom Peritoneum überzogen) liegen, wie die Leber und das Pankreas. Die Speicheldrüsen bleiben in die Masse des Mesoderms eingelagert.

Die Leber entsteht durch Ausstülpung zweier hohler Fortsätze (primitive Lebergänge) von der Darmwand, dicht oberhalb des Nabels; die feinsten Zweigchen bilden das vielfach verschlungene Netzwerk der Leberkanälchen, deren innige Verflechtung mit den Gefässen das Parenchym der Leberinseln darstellt; die gröberen Kanäle sind die Gallenkanäle; eine Ausstülpung des einen primitiven Ganges bildet die Gallenblase. Die Leber umwächst den Stamm der V. omphalo-mesenterica (p. 645), welche mit ihren Gefässen Verbindungen eingeht; eine in sie mündende Darmvene, welche bestehen bleibt, bildet mit jenen Verbindungen später die Pfortader. Ueber die Verbindung mit der Nabelvene s. p. 647.

Auch die Lungen entstehen als paarige Darmdrüsen, und zwar als Ausbuchtung der ventralen Wand des Schlunddarms, oberhalb des Herzens, welche in die Pleuroperitonealhöhle hineinwächst; das gablige Mündungsrohr, welches demnach mit dem Pharynx zusammenhängt, entwickelt sich zu Luftröhre und Kehlkopf.

Die bisher genannten Drüsen sind offen bleibende Ausstülpungen des Entoderms. Einige andere entstehen dagegen durch Ausstülpung und Abschnürung und haben daher keinen Ausführungsgang. Die Schilddrüse entsteht aus einer unpaaren, vom Munde ausgehenden und einer paarigen Ausstülpung des Epithels der Rachenhöhle; dieselben schnüren sich ab, und theilen sich immer weiter zu kugeligen Epithelbläschen; die Kommunikation der ersteren mit der Zungenoberfläche persistirt längere Zeit als Can. thyreoglossus, ihre Mündung dauernd als For. coecum der Zunge. Die Thymusdrüse entsteht als Epithelschlauch von der 3. Schlundtasche aus; das Epithel wird durch einwanderndes lymphoides Bindegewebe und Blutgefässe bis auf geringe Reste (Hassall'sche koncentrische Körper) zerstört.

Milz und Nebennieren entwickeln sich aus dem Epithel der Leibeshöhle. Die Angaben der Autoren sind sehr verschieden.

c. Das Gefässsystem.

Das Herz, anfangs ein grader medianer Schlauch (p. 645), ändert schon sehr frühzeitig seine Form so, dass das Ganze mit den Venenanfängen eine Sförmige Gestalt annimmt (vgl. Fig. 166). Die Ursache hiervon liegt darin, dass eine Zeit lang die Schlundbogengefässe nach hinten an Zahl zunehmen, während die vorderen schwinden; hierdurch wird das vordere Herzende nach hinten geschoben, während das Venenende seinen Platz behält. Es lassen sich jetzt drei Abtheilungen am Herzen erkennen, die hintereinander sich kontrahiren, Venensinus (aus welchem später die beiden Auriculae sich ausstülpen), Kammer und Bulbus aortae. Jetzt bildet sich eine längsverlaufende Scheidewand, zuerst in der Kammer, später im Venensinus (unvollkommen), wodurch zwei getrennte Kammern und zwei durch das For. ovale kommunizirende Vorhöfe entstehen. — Von den drei zuletzt übrigen Schlundbogengefässen (3.—5.) liefert das vorderste die Karotiden, das zweite bildet links den bleibenden Aortenbogen, der zur ursprünglichen Aorta descendens führt und aus dem die Gefässe des ersten Paares entspringen; sein rechter Ast bildet die Subclavia dextra. Das dritte Paar giebt die Arteriae pulmonales ab; der rechte Bogen schwindet bis auf seine Pulmonalis, der linke bleibt mit der Aorta descendens verbunden, das Verbindungsstück ist der Ductus Botalli. Die Subclavia sinistra entspringt aus dem bleibenden Aortenbogen; daher ist nur rechts eine Anonyma vorhanden, gebildet aus einem Stück der rechten Aorta ascendens. Zur Erläuterung diene Fig. 174. Zuletzt theilt sich der Arterienbulbus so, dass der die Lungenarterien abgebende Abschnitt mit der rechten Kammer, und der Rest (mit dem Aortenbogen) mit der linken verbunden ist. Noch aber kann alles Blut auch aus dem rechten Herzen in die Aorta gelangen, auch ohne vorher durch die Lungen zu fliessen, nämlich theils durch das For. ovale, theils durch den Ductus Botalli. Erst wenn die Lungenathmung begonnen hat, nach der Geburt, schliessen sich diese beiden Kommunikationen (näheres p. 105), so dass nunmehr das ganze Blut des rechten Herzens in die Lungen geführt wird. Zu-

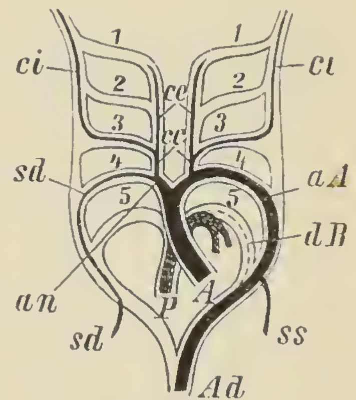


Fig. 174. Metamorphose der Aortenbögen (*1*—*5*) nach Rathke. *A* Aorta. *P* Pulmonalarterie. *aA* Bleibender Arcus aortae. *Ad* Aorta descendens. *dB* Ductus Botalli. *an* Arteria anonyma. *sd* Subclavia dextra. *ss* Subclavia sinistra. *cc* Carotis communis. *ce*, *ci* Carotis ext. und int.

gleich schliessen sich jetzt die Nabelgefässe und der Ductus Arantii, indem sie sich in Ligamente umwandeln.

Das fötale Blut ist (bei Thieren) ärmer an Blutkörperchen und Sauerstoff als das mütterliche, enthält aber Hämoglobin in ziemlicher Menge und von normaler Bindekraft; der arterielle Druck ist geringer, der venöse dagegen höher, die Stromgeschwindigkeit geringer als bei der Mutter (Cohnstein & Zuntz).

d. Die inneren Harn- und Geschlechtsorgane.

Die inneren Harnorgane entwickeln sich folgendermassen: Die ursprüngliche Anlage jederseits, der Wolff'sche Gang (p. 643) ist am Kopfende blind geschlossen und kommunizirt am Schwanzende mit dem Hinterdarm oder der Kloake. An der inneren Seite dieses Ganges entstehen nun eine Reihe querer, ursprünglich solider und später hohl werdender Zellbalken, welche vom Peritonealepithel her gegen den Wolff'schen Gang wachsen und schliesslich sich mit ihm vereinigen und in ihn münden (Kölliker). Diese Seitenzweige verlängern und krümmen sich, und erhalten an ihrem peritonealen Ende unter Verlust ihrer ursprünglichen Kommunikation mit der Peritonealhöhle je eine Kapsel mit Gefässknäuel von dem Bau der späteren Niere. So entsteht die Urniere oder der Wolff'sche Körper, ein langgestrecktes drüsiges Organ mit halbfiederförmig einmündenden geknäuelten Harnkanälchen. Ihr Sekret ergiesst sich durch den Urnierengang in den Urachus nahe der Kloake. Sie funktionirt nur ganz kurze Zeit als Sekretionsorgan, und wird dann zurückgebildet bis auf die Reste, welche in den Dienst des Geschlechtsapparates treten (s. unten).

Die Harnbildung übernimmt alsdann die bleibende Niere, welche eine doppelte Anlage hat. Eine röhrenförmige Ausstülpung vom Schwanzende des Urnierenganges, welche parallel diesem in die Höhe wächst, wandelt sich in Ureter, Nierenbecken, grade Harnkanälchen (ausführender Theil) um. Die gewundenen Kanälchen mit den Malpighi'schen Kapseln (sekretorischer Theil) entstehen aus einem Nierenblastem, welches aus dem Peritonealepithel sich bildet (Balfour u. A.). Beide Theile treten sekundär mit einander in Verbindung.

Neuerdings wird als besondere Bildung noch die Vorniere unterschieden, welche sich vor der Urniere, in ähnlicher Weise wie diese entwickelt und ebenfalls Gefässknäuel enthält. Die Kommunikationen der Urnierenkanäle mit der Bauchhöhle persistiren als Wimpertrichter oder Nephrostomen bei Amphibien und manchen Fischen.

Die inneren Geschlechtsorgane haben bei beiden Geschlechtern eine anfangs gleiche Anlage.

Die Geschlechtsdrüsen stammen in ihren spezifischen Bestand-

theilen (Eifollikel des Ovarium, Tubuli seminiferi des Hodens) vom Keimepithel ab, einer modifizirten Partie des Epithels der Leibeshöhle, an der medialen Fläche der Urniere gelegen. Die Markstränge des Ovariums sowie die Tubuli recti und das Rete testis entstehen dagegen aus dem vorderen Theil der Urniere (Geschlechtsstränge, Geschlechtstheil der Urniere). Der hintere Theil der Urniere bleibt beim Weibchen als Paroophoron (Paroarium, Rosenmüller'sches Organ), beim Männchen als Paradidymis (Parepididymis, Giraldés'sches Organ) bestehen.

Der Urnierengang wird beim männlichen Geschlecht zum Samenleiter mit Samenbläschen; er verschwindet beim weiblichen Geschlecht. Beim erwachsenen Weibe ist er in der Regel ganz geschwunden bis auf den Endabschnitt im Collum uteri (Beigel, Dohrn). Bei Wiederkäuern und Schweinen erhält er sich in verkümmertem Zustande (Gartner'sche Kanäle).

Der Müller'sche Gang, welcher ebenfalls bei beiden Geschlechtern angelegt wird, funktionirt umgekehrt nur beim Weibe. Er entsteht durch longitudinale Abspaltung aus dem Urnierengang und ist diesem parallel; bei Amnioten scheint übrigens das Keimepithel an seiner Bildung betheiligt zu sein. Aus den Müller'schen Gängen entstehen die Tuben mit den Fimbrien und aus dem unteren verschmolzenen Abschnitt Uterus und Vagina. Beim männlichen Geschlecht verschwindet der Kanal; als einzige Ueberreste desselben bleiben am oberen Ende die Hydatide des Nebenhodens, am unteren Ende der Sinus prostaticus (Uterus masculinus) erhalten.

Die Entwicklung der Geschlechtsdrüsen selbst geschieht folgendermassen (Pflüger, His, Waldeyer, Koster u. A.): Durch die gegenseitige Durchwachsung des Keimepithels und des Bindegewebes, und durch Abschnürung von Theilen des ersteren entsteht ein kavernöses, von Zellen ganz erfülltes Röhrensystem in dem Ovarialstroma: die sog. Eischläuche (Valentin), resp. die Samenampullen niederer und die Samenkanälchen höherer Wirbelthiere. Diese Gebilde enthalten zweierlei Zellen, a) indifferente (Granulosazellen; Stützzellen des Hodens [p. 625]), b) die eigentlichen, weit grösseren Eizellen (Ureier und deren Abkömmlinge), resp. Ursamenzellen. Später schnüren sich im Eierstock die Schläuche zu Abtheilungen ab, deren jede eine, seltener mehrere Eizellen, umgeben von Granulosazellen enthält; in diesen Abtheilungen, den Anlagen der Follikel, entsteht dann im Zellenlager eine mit Flüssigkeit erfüllte Höhle (Fig. 135), welche ringsum

vorschreitet und das Zellenlager in eine der Follikelwand anliegende (Membr. granulosa) und in eine mit dieser in Zusammenhang bleibende, das nunmehr wandständige Ei umgebende Zellschicht (Cumulus proligerus) theilt. Beim Reifen der Eier erhalten diese ihre Zona pellucida und den Nebendotter; beides möglicherweise Produkte der dem Ei unmittelbar anliegenden Schicht cylindrischer Granulosazellen (p. 621). Im Hoden treten die Samenröhren mit dem Rete testis (p. 655) in Kommunikation.

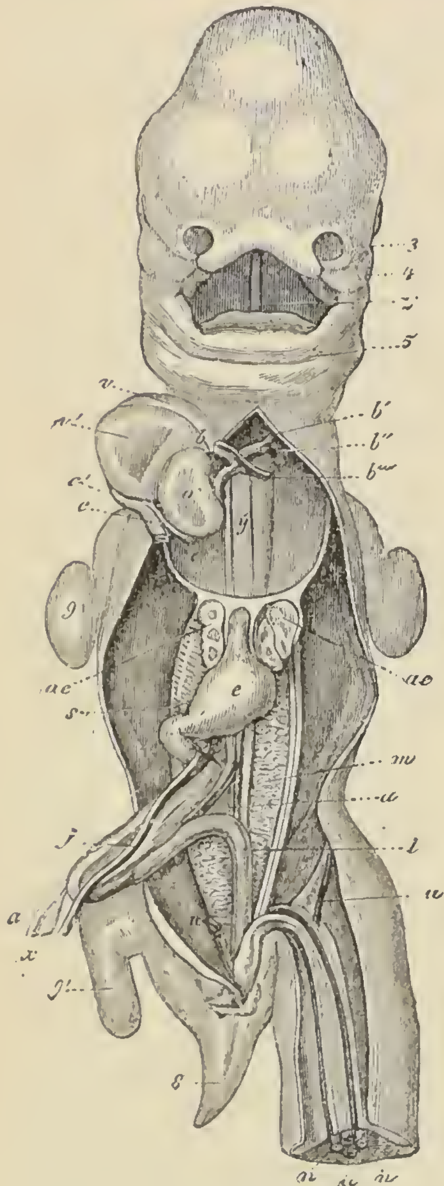


Fig. 175.

35täg. menschlicher Embryo n. Coste. Brust und Bauch geöffnet; Leber entfernt. Der Nabelstrang geöffnet und die zum Dottersack gehörigen Theile desselben nach links hinübergelegt. *3* äusserer Nasenfortsatz; *4* Oberkieferfortsatz des 1. Kiemenbogens; *5* primitiver Unterkiefer; *z* Zunge; *b* Aortenbulbus; *b′ b″ b‴* 1. bis 3. Aortenbogen; *e e′* rechte und linke Herzkammer; *o′* linkes Herzohr; *c c′ c″* obere Hohlvenen und Venensinus; *ae* Lunge; *e* Magen; *j* Vena omph.-mesent. sin.; *s* deren Fortsetzung (spätere Pfortader); *x* Dottergang; *a* Art. omph.-mesent. dextr.; *i* Enddarm; *m* Wolff'scher Körper; *n* Art. umbilicalis; *8* Schwanz; *9 9′* vordere und hintere Extremität.

Durch welche Einflüsse das Geschlecht des Embryo entschieden wird, ist noch völlig unbekannt, obgleich neuerdings die Frage experimentell mit künstlicher Befruchtung bei Amphibien in Angriff genommen ist (Born, Pflüger). Jedenfalls erfolgt die Entscheidung schon bei der Befruchtung, oder ist schon im Ei gegeben, denn Zwillinge, welche aus Einem Ei hervorgegangen sind (bei einem Gürtelthier, Praopus, ist dies der normale Fall, Kölliker), also gemeinsames Chorion haben, sind stets desselben Geschlechts. Statistische Regeln, wie z. B. die Hofacker-Sadler'sche, dass wenn der Vater älter ist, als die Mutter, die Wahrscheinlichkeit der männlichen Geburt um wenige Procent grösser ist, als die der weiblichen, können zur Lösung der Frage Nichts beitragen.

c. Die äusseren Kanalöffnungen und deren Anhangsapparate.

Die obere Darmöffnung (p. 643) bildet eine zwischen dem Schädel, d. h. der mesodermalen Umhüllung des Gehirns, und dem ersten Kiemenbogenpaar gelegene weite Höhle, welche die gemeinsame Mund- und Nasenhöhle darstellt (vgl. Fig. 175). Das erste Bogenpaar wird zum Unterkiefer nebst den angrenzenden Schädeltheilen, darunter auch Amboss und Hammer; dadurch, dass es ferner in den

Raum der Mund- und Nasenhöhle zwei einander entgegenwachsende Aeste sendet, welche sich zum Oberkiefer und Gaumen entwickeln, wird eine Trennung der Mund- und Nasenhöhle bewerkstelligt; geschieht das Zusammenwachsen dieser Fortsätze nicht vollkommen, so entsteht Hasenscharte, Wolfsrachen etc. Die Zunge entsteht als Auswuchs an der Innenseite des Unterkiefers. Den Gebilden des ersten Kiemenbogens wachsen vom Schädel her die Stirn- und Nasenfortsätze, die Nasenscheidewand etc. entgegen, wodurch die Augen- und Nasenhöhlen ihren Abschluss finden. Die Zahnsäckchen entstehen durch eine sich abschnürende Einstülpung des Ektoderms (Hautzähne) oder des Entoderms; das Nähere für den Menschen s. unten p. 658. Das zweite Kiemenbogenpaar liefert den Steigbügel, den Proc. styloideus, das Lig. styloideum und das kleine Horn des Zungenbeins; das dritte das grosse Horn und den Körper des letzteren. Die Kiemenspalten schliessen sich; normalerweise bleibt nur der dorsale Abschnitt der 1. Schlundspalte als Gehörgang, Paukenhöhle und Tuba Eustachii bestehen.

In der Kloake (p. 644, 647), welche nach aussen membranös abgeschlossen ist (Kloakenmembran), wächst die Scheidewand zwischen Darm und Allantois (Harnblase) so weit vor, dass das Darmrohr sich von der Allantois vollständig abschliesst; dies ist die Anlage des Dammes (Perinaeum). Der Allantoistheil enthält die Oeffnungen der Harnblase (p. 647) mit den Ureteren, ferner der Müller'schen und Wolff'schen Gänge, d. h. der inneren Geschlechtsorgane, und heisst daher Sinus urogenitalis. Die Kloakenmembran ist durch den Damm in eine Urogenitalmembran und eine Analmembran zerfallen, von denen zuerst die erstere durchbricht (Urogenitalöffnung), später erst die letztere (Afteröffnung).

Vor der Urogenitalöffnung entsteht ein länglicher Körper, welcher an der Unterseite eine Rinne trägt, die nach hinten in den Sinus urogenitalis ausläuft. Die Ränder dieser Rinne schliessen sich beim Manne, wodurch die kanalförmige Harnröhre entsteht, die an der Spitze des länglichen Körpers, des Penis, mündet; den hinteren Theil der Harnröhre bildet der Sinus urogenitalis. Beim Weibe dagegen bleibt die Rinne offen, ihre Ränder wachsen zu den kleinen Schamlippen aus, und der Körper selbst wird zur Klitoris. Der Sinus urogenitalis aber verkürzt sich so, dass er nur noch eine Grube zwischen den kleinen Schamlippen bildet, in welche die Vagina und die Harnblase (als kurze Harnröhre) gesondert münden. Ferner liegen zu beiden

Seiten der ursprünglichen Urogenitalöffnung zwei Hautwülste, welche beim Weibe die grossen Schamlippen bilden, beim Manne aber über dem hinteren Harnröhrentheil zum Skrotum zusammenwachsen und sich in einer persistirenden Nahtlinie (Raphe) schliessen. In das Skrotum steigen im 8. Monat die Hoden aus der Bauchhöhle durch den Leistenkanal hinab (Descensus testiculorum), ein Vorgang, welcher in den anatomischen Lehrbüchern abgehandelt wird.

Rückblick auf die männliche und weibliche Entwicklung nach Hertwig:

Männlich	↙ Ausgangsform ↘	Weiblich
Samenkanälchen	Keimepithel	Eierstocksfollikel
Nebenhoden	Urniere, Geschl.-Th.	Epoophoron
Parepididymis	„ Harntheil	Paroophoron
Vas def., Ves. semin.	Urnierengang	Gartner'sche Kanäle
Hydatide d. Nebenhodens	Müller'scher Gang	Tuben und Fimbrien
Sinus prostaticus	Müller'scher Gang	Uterus und Vagina
Pars membr. urethrae	Sinus urogenitalis	Vestibulum vaginae
Penis	Geschlechtshöcker	Klitoris
Pars cavern. urethrae	Geschlechtsfalten	Labia minora
Skrotum	Geschlechtswülste	Labia majora

6. Chronologie der Embryonalentwicklung.

Bei weitem die meisten Untersuchungen über die Entwicklung betreffen die Eier von Thieren, und zwar unter den Wirbelthieren wegen der leichten Beschaffung hauptsächlich (aus den vier Hauptklassen) Lachs, Frosch, Hühnchen und Kaninchen. Die Chronologie ist für diese Thiere sehr genau bekannt. Vom Menschen sind aus der ersten Zeit der Eientwicklung, in welche grade die wichtigsten Vorgänge fallen, nur wenige Eier bekannt, welche durch Aborten oder Tod der Mutter zur Untersuchung kamen; aus der 1. Woche ist sogar anscheinend kein einziges menschliches Ei bekannt. Aus den spärlichen vorhandenen Angaben lässt sich ungefähr entnehmen, dass die Furchung in der Mitte der 2. Woche beendet ist; in die 2. Woche (Eier 3—6 mm) fällt anscheinend die Anlage der Keimblase und Keimblätter, ferner der Chorionzotten; in die 3. Woche (Eier bis etwa 15 mm, Embryo 4—6 mm?) ein grosser Theil der Embryonalabschnürung, Beginn der Amnionbildung, vielleicht sogar Abschluss derselben, Anlage der Allantois, der Kiemenbögen, der Mundbucht, des Herzens und der Aorten; in die 4. Woche (Eier 15—30 mm, Embryo 6—12 mm) Vollendung des Amnion, Auftreten der Sinnesblasen, der Extremitätenstummel, der Leber, des Pankreas, der Wolff'schen Körper; in der 5. und 6. Woche ist schon die Kloakenöffnung vorhanden, die Kiemenspalten zum Theil geschlossen, der Darm völlig abgeschnürt, der Magen entwickelt u. s. w., der bisher stark gekrümmte Embryo ist mehr gestreckt. Im 2. Monat entwickeln sich die Zahnsäckchen, die Zunge, die Milz u. s. w. Im 3. Monat ist die äussere Körperform schon sehr vollständig in allen Theilen ausgebildet, mit Ausnahme des Descensus testiculorum, der erst im 8. Monat stattfindet.

7. Die Entwicklungsvorgänge nach der Geburt.

Mit der Geburt sind weder die formellen, noch die funktionellen Entwicklungsvorgänge abgeschlossen. Namentlich der Beginn des extrauterinen Lebens und die folgende Zeit bis zur Pubertät sind durch wichtige Entwicklungsvorgänge ausgezeichnet. In diesen Zeitraum (Säuglings- und Kindesalter) fällt die Entwicklung der Knochen, der ersten und zweiten Zähne, das energischste Wachsthum, vor allem aber die Entwicklung der Seelenthätigkeiten, welche von der ersten niederen, dem Reflexe nahestehenden Stufe durch die Mannigfaltigkeit der äusseren Eindrücke (Erfahrung, Lernen) immer weiter sich ausbilden.

Bei neugeborenen Thieren ist die Erregbarkeit der Muskeln und Nerven gering, Latenzzeit und Zuckungskurve der Muskeln noch lang und die tetanisirende Reizfrequenz gering (C. und A. Westphal, Soltmann, Patrizi & Mensi). Das Grosshirn ist noch sehr unentwickelt (p. 449); ebenso haben die Hemmungsfasern des Vagus noch keinen Tonus (Soltmann), sind aber auf Reizung wirksam (v. Anrep, Langendorff).

Die erste Dentition (Durchbruch der 20 Milchzähne) erfolgt vom 7. Monat nach der Geburt bis zum 2. Lebensjahre. Schon in der 6. Embryonalwoche zeigt sich an beiden Kieferrändern eine Zahnleiste, d. h. ein plattenförmiges Hineinwachsen des Kieferepithels in das Mesoderm; die Zahnleiste bildet für jeden der 10 Zähne eine Verdickung (Schmelzorgan), und schnürt sich später ganz vom Kieferepithel ab. Jedes Schmelzorgan wird von einer hineinwachsenden papillenförmigen Wucherung des Mesoderms (Zahnpapille) in sich zurückgestülpt; der grössere Theil des Organs bildet die später vergehende Schmelzpulpa; nur die Epithelzellen auf der Kuppe der Zahnpapille bilden durch eine Absonderung von ihrer der Papille aufliegenden Fläche den Schmelz; diejenigen des Umschlagsrandes bilden die Epithelscheide der Zahnwurzel, deren Periost vom Mesoderm geliefert wird. Die Zahnpapille entwickelt an ihrer Krone eine pallisadenartige Zellschicht, die Odontoblasten, welche das Zahnbein absondern; der Rest wird zur Zahnpulpa. Das die ganze Anlage umschliessende Zahnsäckchen wird ebenfalls vom Mesoderm gebildet.

Die Anlage für die 32 bleibenden Zähne, welche erst nach dem Ausfallen der Milchzähne allmählich vom 7. bis zum 18. Lebensjahre zum Durchbruch gelangen, erfolgt schon von der 17. Embryonalwoche ab durch eine von der Zahnleiste auf der Zungenseite sich abzweigende Sprossung, welche im Uebrigen die gleichen Entwicklungsstadien durchmacht, wie diejenige des Milchgebisses.

Das Wachsthum ist die Zunahme in allen Dimensionen und im Gewichte des Körpers, bewirkt durch einen Ueberschuss der Einnahmen über die Ausgaben. Sämmtliche Gewebe und Körpertheile nehmen daran Theil, so dass im Allgemeinen die Proportionen des wachsenden Körpers erhalten bleiben; das Schema des Wachsthums ist hauptsächlich die Zunahme der Anzahl der gewebsbildenden Elemente, im Allgemeinen eine Wirkung der Zelltheilung, — weit weniger die Vergrösserung der bereits bestehenden; jedoch kommt auch diese als

Wachsthumsmodus vor. Das gewöhnliche Maass für das Wachsthum ist die Längenzunahme des Körpers, und diese wiederum hauptsächlich an das Längenwachsthum der Knochen geknüpft, welches etwa bis zum 22. Lebensjahre dauert. — Das Wachsthum in anderen Dimensionen und die Gewichtszunahme dauert etwa bis zum 40. Jahre fort.

Eine Gewichtsabnahme kommt vor in den ersten Lebenstagen nach der Geburt; ferner nach dem 40.—50. Lebensjahre, woran sich etwa vom 50. Jahre ab eine geringe Längenabnahme schliesst.

Man theilt gewöhnlich das Leben in folgende Zeitabschnitte (Lebensalter) ein:

Lebensalter.	Charakteristik.	Dauer.
Säuglingsalter.	Bis zur ersten Dentition. Stärkstes Wachsthum (um etwa $^2/_3$ d. h. um ca. 20 cm).	Bis zum 7.—9. Monat.
Kindesalter.	Bis zur zweiten Dentition. Wachsthum im 2. Jahre ca. 10, im 3. ca. 7, dann pro Jahr ca. $5^1/_2$ cm.	Bis zum 7. Jahre.
Knabenalter.	Bis zur Pubertät.	7.—14. Jahr.
Jünglingsalter.	Bis zum Abschluss des Längenwachsthums.	15.—22. Jahr.
Alter der Reife.	Bis zur beginnenden Rückbildung (Involution beim Weibe).	22.—45. Jahr.
Alter der langsamen Rückbildung.	Späteres Mannes- und Greisenalter.	45. Jahr bis zum Ende.

Die mannigfachen senilen Rückbildungsprozesse werden, da die Grenze des Pathologischen nicht sicher zu ziehen ist, besser in pathologischen Werken behandelt.

8. Der Tod.

Bei allen Thierarten existirt eine ziemlich bestimmte Lebensgrenze, so dass man das Erlöschen der Funktionen zum normalen typischen Entwicklungsgange der Organismen zählen muss. Die eigentliche Ursache des normalen oder physiologischen Todes ist aber ebenso unbekannt wie die der Pubertätsentwicklung oder irgend eines anderen typischen Prozesses. Bei niederen Thieren ist häufig der Tod an die Vollendung des Fortpflanzungsgeschäftes geknüpft. Beim Menschen gerade ist wegen der Mannigfaltigkeit der durch das Kulturleben u. dgl. eingeführten Schädlichkeiten die eigentliche typische Altersgrenze nicht angebbar; der Marasmus senilis umfasst eine grosse Reihe pathologischer Erscheinungen von wenig regelmässigem Eintritt und Verlauf, welche zur Erklärung des Todeseintrittes nicht ausreichen. Es sind Fälle von nahezu 150jähriger Lebensdauer festgestellt.

Bei weitem die meisten Leben endigen durch zufällige Schädigungen, bei welchen die unmittelbare Todesursache in vielen Fällen übersehbar ist, namentlich wenn Kreislauf oder Athmung, die beiden

für das Leben des Warmblüters unentbehrlichsten Funktionen, gestört werden. Jedoch lässt sich sehr häufig, namentlich bei pathologischen Prozessen, die unmittelbare Todesursache nicht angeben. Als Zeichen des eingetretenen Todes wird am besten der Herzstillstand betrachtet, weil dieser leicht konstatirbar, und zugleich diejenige Leistungsunterbrechung ist, welche am sichersten alle übrigen nach sich zieht. Abkühlung, Todtenstarre sind Erscheinungen, welche erst längere Zeit nach dem Tode eintreten.

Der todte Körper fällt der Fäulniss anheim, falls nicht vorher Vertrocknung (Mumifikation) eintritt, wie z. B. in der Regel an sehr kleinen Thieren bei gewöhnlicher Luftbeschaffenheit. Die Fäulniss ist ein unter der Einwirkung von Organismen eintretender komplizirter chemischer Prozess, bei welchem die organischen Bestandtheile einer langsamen Oxydation unterliegen, und spezifische Produkte, darunter gewisse Alkaloide (Ptomaine), entstehen. Da die Keime der Fäulnissbakterien beständig zum lebenden Körper Zutritt haben, so muss angenommen werden, dass der Kreislauf ihre Einwanderung und Vermehrung verhindert.

Sach-Register.

(Bei den chemischen Körperbestandtheilen ist im Allgemeinen nur der Ort ihrer chemischen Besprechung, nicht die Stellen, die sich auf ihr Vorkommen beziehen, angegeben).



Gedruckt bei L. Schumacher in Berlin.

[illegible]



